ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

2

ФЕВРАЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

**Учредители:**

## РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
## РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
*Р. В. КАМЕЛИН*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
*R. V. KAMELIN*

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **Т. В. Егорова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *М. Н. Сенина* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 1: 25.01.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 19.01.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.3. Уч.-изд. л. 17.0. Тираж 410 экз. Тип. зак. № 931. С 11

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

---

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 582.876 : 71 + 576.1

© Г. М. Левин

# *PUNICA GRANATUM* (*PUNICACEAE*): БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЯ ВИДА

## G. M. LEVIN. *PUNICA GRANATUM* (*PUNICACEAE*): BIOLOGY, ECOLOGY AND GEOGRAPHY OF THE SPECIES

Hayarkonim st., 10 apt. 2, 49271 Petah Tiqwa, Israel
Tel. 972-3-939-00-55
E-mail: alex193@aport.ru

Поступила 07.02.2005
Окончательный вариант получен 31.08.2005

Обобщены результаты всестороннего изучения граната *Punica granatum* в Туркмении, других регионах Средней Азии и на Кавказе. Гранат — древний реликт с обширным современным ареалом, представляющим часть палеоареала. Геоксильный кустарник, термофильный жаростойкий и неморозостойкий мезоксерофит и нижнегорный вид, приуроченный к горным системам альпийского орогенеза. Приведены данные по морфологии, экологии, географии, биологическим особенностям. Наличие ксилоподия позволяет гранату сохраняться в краевых популяциях и изолятах вдоль северной границы ареала. Он представляет собой андромоноэцинный факультативный перекрестник с облигатной протогинией. Семенное размножение вдоль северной границы ареала почти отсутствует. Гранат — один из древнейших культивируемых видов из числа важнейших субтропических плодовых культур, он имеет также перспективы использования в медицине. В настоящее время имеет сокращающийся природный ареал и в ряде стран является охраняемым видом.

Ключевые слова: *Punica granatum* L., термофильный реликт, персистентный вид, геоксильный кустарник, ксилоподий, ксеромезофит, андромоноэция, гранатина.

*Punica* L. до недавнего времени считался единственным родом сем. *Punicaceae*. В 1980 г. мною (Левин, 1980) был описан другой род этого семейства — *Socotria* G. Levin с видом *S. protopunica* (Balf. f.) G. Levin. Считаем целесообразным привести здесь номенклатурные цитаты рода *Socotria* вида *S. protopunica*, а также перечень образцов этого вида, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

*Socotria* G. Levin, 1980, Бот. журн. 65, 3 : 429.

Тип: *Socotria protopunica* (Balf. f.) G. Levin.

*S. protopunica* (Balf. f.) G. Levin. 1980, l. c.: 429. — *Punica protopunica* Balf. f. 1888, Trans. Roy. Soc. Edinb. 31 : 93.

Образцы *S. protopunica* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН: «Insula Socotra, o'berhalb Kerignigi, 250 m [над ур. м.], Dr. G. Schweinfurth. 23 apr. 1881» (Isotypus — LE); «Socotra: Quallansiya, 12°44′ N., 53°29′ E., A. R. Smith and Lavranos. Alt. 1000′, tree about 15 ft; № 180, 23.3. 1967» (LE); «Socotra: Hammaderoh, 12°36′ N., 54°17′ E., A. R. Smith and Lavranos. Alt. 1050′, № 287. 6.4.1964» (LE).

*Socotria protopunica* (Balf. f.) G. Levin имеет существенные отличия от *Punica granatum* L. по комплексу признаков: жизненной форме (Левин, 1980), анатомическому строению ствола (Шилкина, 1973, по: Левин, 1982а), побега, листа, черешка (Левин, Соколова, 1979), морфологии листа, цветка (Левин, 1980), пыльцы (Косенко, 1985), плода (Balfour, 1888, по: Левин, 1980), саркотесты (Niedenzu, 1898, по:

Левин, 1980), семени (личное сообщение А. П. Меликяна, Московский государственный университет), числу хромосом (Левин, 1980).

Хиатус между ареалами обоих родов весьма значителен, столь же велики и различия в их экологии (Левин, 1980). Общие корни этих родов можно полагать лишь в исходной Гондване (Левин, 1982а, б). Ныне их ареалы, по выражению Н. И. Вавилова, разорваны по материкам Пангеи.

К признанию самостоятельности *Socotria* склоняется А. Л. Тахтаджян (1987), признают его родовой ранг В. Н. Косенко (1985) и А. П. Меликян (личное сообщение в письме автору), однако В. И. Трифонова (1981) отрицает самостоятельность сокотрии.

Гранат (*Punica granatum*) изучался автором в течение 1961—2000 гг. в коллекции генофонда Туркменской опытной станции генетических ресурсов растений (до 1992 г. — Туркменская опытная станция ВИР — ТОС ВИР) в Кара-Кала (Юго-Западный Копетдаг — ЮЗК, Туркменистан), в ряде модельных ценопопуляций дикого граната в ущельях ЮЗК — «эталонного ядра», где *Punica granatum* — это единственный эдификатор монодоминантных ценозов, и в ходе экспедиционных поездок по Туркменистану, Узбекистану, Таджикистану, Киргизии, Азербайджану, Грузии и Армении (1961—2000 гг.) при обследовании ценопопуляций дикого граната вдоль северной границы его ареала. Был изучен гербарный материал (WIR, LE, MHA, ASH, TASH, TAD, BAK, ERE, TBI, TGM, TAK, BM, K, W) и вся доступная литература. Для изучения растения была значительно расширена живая коллекция образцов граната, включившая сорта из 26 стран 4 континентов, а также формы из ценопопуляций различных регионов и увеличившаяся за период с 1964 по 2000 г. с 60 до 1117 образцов (Levin, 1994; Левин, 1995). Бóльшая часть материалов изучения граната была опубликована нами в серии работ (Левин, 1976—2003).

При написании данной статьи, являющейся обзором, подводящим некоторые итоги наших исследований, были использованы ранее не опубликованные оригинальные материалы, а также данные по изучению граната, проведенному по просьбе автора на предоставленном им материале Т. Д. Вышенской и В. Н. Косенко (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург), И. Н. Котовичем (Агрофизический институт РАСХН, Санкт-Петербург), Е. А. Соколовой (кафедра ботаники Педагогического университета, Санкт-Петербург), К. И. Еропкиным (кафедра ботаники Педагогического института, Пермь), Н. С. Беляевой и Т. М. Геюшевой, А. Я. Язкулиевым, Г. В. Суховой (бывший Институт ботаники АН Туркменистана, ныне — Национальный институт пустынь, растительного и животного мира АН Туркменистана, Ашхабад), Г. А. Степаненко и Г. И. Глушенковой (Институт химии растительных веществ АН Узбекистана, Ташкент), А. П. Меликяном (Московский государственный университет, Москва), М. И. Ломакиной, С. И. Ковалевой, И. Б. Андреевой и Н. Я. Маховой (Лаборатория биохимии ТОС ВИР, Кара-Кала).

**Особенности вида.** Гранат — характерный (маркерный) род и представитель флоры Области Древнего Средиземья; конечный результат и аутсайдер эволюции одной из филогенетических ветвей *Myrtales*; брадителический вид, эволюционно неперспективный, существующий без адаптивной радиации продолжительное геологическое время; первично филогенетически монотипный род; персистентный экологически прогрессивный третичный реликт, возникший в результате сальтационного видообразования, протекавшего по островному типу, скорее всего в горах; стабилизированный и специализированный вид с относительно простой внутривидовой структурой и разными уровнями проявления гетеробатмичности, не имеющий в природе внутривидовых ареальных единиц; амфимиктический вид, включающий элементы клонального вида; скорее, стенобионтный вид с элементами эврибионтности, типовой вид семейства гранатовых — тупиковой ветви эволюции, относимый к числу видов с максимальным естественным сроком существования — 50—70 млн лет, который, по крайней мере, вдвое превышает среднее время жизни видов многих кустарников покрытосеменных; геоксильный вегетативно подвижный кустарник с довольно широким спектром биоморф; летнезеленый (в пределах природного ареала) гелиоморфный мелколистный (с выраженной гетерофиллией) ксеромезофит, произрастающий в условиях макротермного аридного (субаридного) климата, с ограниченными адаптацией и устойчивостью к небольшим отрицательным температурам; мезотрофный гликофит с мощной корневой системой, произрастающий на участках с доступной (относительно близкой подпочвенной) водой, в ряде случаев ореофит, хасмофит или гляреофит; однодомный энтомофильный факультативный перекрестник с альтернативным пыльцевым режимом в течение периода вегетации; андромоноэцитный протогиничный вид (Левин, 1993). В гранате объединились достаточно противоположные качества: реликтовость, персистентность, неконкурентоспособность, наличие довольно обширного ареала, приуроченность в основном к аридной зоне и тяготение к мезофильным условиям.

**Ареал.** Происхождение представителей сем. *Punicaceae* и их ареалов можно полагать от общего, скорее всего, слабоспециализированного «миртового кластера» (порядок *Myrtales* был представлен еще в меловой флоре). Палеоэндемик сокотрия не покинул тропической зоны, его крошечный рефугиальный ареал — материковый остров Сокотра, возникший в результате образования в миоцене (25—10 млн лет назад) межконтинентального рифта Красного моря и Аденского залива и отделения от африканской суши (особенно резко протекавшего 20—10 млн лет назад в постпалеогеновое время). Этот массивный верхнемеловой (эоценовый) обломок Гондваны отличается исключительным постоянством климатической обстановки в течение 100 млн лет (Марков, 1968; Хаин, 1989), что способствовало консервации на острове многих таксонов, в частности персистентной сокотрии, относимой к афро-индийской тропической флоре палеогена (Камелин, 1973) в пределах Сокотранской провинции Эритрео-Аравийской подобласти Судано-Замбезийской провинции Африканского подцарства Палеотропического царства (Тахтаджян, 1978).

Иная судьба была уготована роду *Punica*. В начале юры к Евразии примкнули Иранский, Афганский и Тибетский «осколки» Гондваны, а Индостан столкнулся с Евразией в эоцене. Гранат как результат эволюционного эксперимента, «эволюционного изобретения» (по выражению Э. Майра, 1974), занял новую адаптивную зону в условиях меняющегося климата.

Фитоспрединг граната, обладавшего определенными преадаптивными чертами, протекал с территории его вероятного первичного ареала — островов и берегов Тетиса в нескольких направлениях с разной скоростью далеко на север, запад и восток. В результате продвижения по поясу альпийского орогенеза возник обширный палеоареал этого древнесредиземноморского реликта от Западных Гималаев до Пиренеев, включавший также Южную Европу и территории современных Франции, Германии, Молдовы, Северного Кавказа, т. е. область европейской тропической флоры палеогена («полтавской», по А. Н. Криштофовичу). Позднее, в эпохи оледенения, произошло сокращение ареала граната.

Выделенные палеоботаниками вымершие виды граната не имеют отличий от современного вида (они, скорее, представители разных популяций, а не виды, возникшие в результате филетической эволюции). Персистентный реликт, гранат, находится в настоящее время в состоянии эволюционного стазиса, сохранив ряд тропических черт в своем развитии, экологии и морфологии.

Современный восточносредиземноморский природный ареал граната, в ряде регионов резко фрагментированный, охватывает районы 11 флористических провинций 2 областей Древнесредиземноморского подцарства Голарктического царства и включает Северо-Западную Индию, Пакистан, Афганистан, Иран, Среднюю и Малую Азию, Закавказье и Балканский полуостров. Особняком стоят имеющиеся в настоящее время эксклавы граната в Румынии и Китае. Почему ареал граната не включает Ближний Восток и Северную Африку, является загадкой («аномалия отсутствия», по Р. В. Камелину, 1973).

Нижнегорный вид вдоль северной границы ареала тем не менее по вертикальному профилю гранат поднимается в Ираке, Иране, Белуджистане, Гималаях и Китае до 1600—3330 м над ур. м., в Средней Азии — до 1000—1700, в Закавказье — до 600—1100 м над ур. м. (Левин, 1995а).

Динамика ареала граната, происходившая на протяжении геологических эпох, укладывается в ряд периодов: 1) эволюционное становление рода; 2) расселение; 3) эцезис (закрепление); 4) формирование первичного ареала; 5) завоевание (экспансия и заполнение) территории древнесредиземноморского ареала и его стабилизация в плювиальные эпохи; 6) локальное сокращение ареала в результате природных катастроф, в эпохи оледенения и аридизации и т. д.; 7) частичное восстановление (реиммиграция) и формирование восточносредиземноморского ареала в посткатастрофические и послеледниковые эпохи; 8) инсуляризация и дизъюнкция (деградация ареала); 9) сильное антропогенное воздействие, приводящее к локальным, противоположным по характеру тенденциям: сокращению природного и расширению (в теплоумеренных пансубтропических и пантропических регионах) ареала культивируемых и одичавших форм, т. е. к антропогенному смещению ареала. На северной границе ареала в Средней Азии маргинальные ценопопуляции граната и их фрагменты прошли известный термальный отбор в направлении криофилизации.

Численность вида в природных условиях, по нашей оценке, достигает 1 млн растений на территории Средней Азии и Закавказья — 100 тыс. растений.

**Местообитания и ценозы.** Местообитания, где встречается гранат, разнообразны. Это прежде всего сухие щебнистые и глинистые склоны южных экспозиций в предгорьях, задернованные склоны, конусы выносов, шлейфы гор, осыпи щебня под скалами, каменистые террасы речных долин, глинисто-обломочные террасы ручьев, скалисто-каменистые овражки, лишенные почвы, скалистые и каменистые ложки на склонах, крупнообломочник, скалистые обнажения, трещины скал и голые скалы, известняковые обнажения, обрывы из мелового ракушечника, приморские пески, приречные галечники, пересыхающие и постоянные водотоки (пунктирное или ленточное размещение или заросли), речные долины и поймы рек, песчаные дюны и мелкоземистые наносы, тугайные леса (опушки, поляны, второй ярус), подлесок низменных лесов и т. д. Гранат встречается и в переувлажненных экотопах (Талыш, Иран), но обитание в гигротопах — это, скорее, исключение, так как он обычно совершенно избегает влажных почв (Левин, 1995б).

Гранат, распространенный вдоль северной границы ареала, нередко образует инверсионные ценозы на склонах, уходя от нижерасположенных морозоопасных экотопов. Несмотря на внешнее разнообразие местообитаний граната, первичные местообитания его как нижнегорного вида, как правило, связаны с почвенными новообразованиями и расположены в горах значительно чаще, ибо в результате процессов клавишной тектоники и в ходе эрозионных процессов в регионах альпийского орогенеза в связи с циклическими процессами выветривания, денудации, эрозии, пенепленизации, сейсмичности возникают новые экотопы (в которых вначале отсутствует конкуренция), пригодные для инвазии граната и в дальнейшем для миграции его в разных направлениях.

Когда впоследствии такие экотопы возникают на равнине, гранат их также быстро осваивает и может доминировать в возникающих фитоценозах. Крупные континуальные ценопопуляции граната во вторичных местообитаниях на плоских равнинах имелись в Ширване и Ленкорани (Азербайджан) и сохранились в Мазендеране (Иран).

В ЮЗК гранат в составе шибляка на склонах (диффузное размещение) занимает местообитания первичного типа, а относительно чистые и обильные его монодоминантные группировки, переходящие в заросли (бордюрные или ленточные моноценозы) вдоль водото́ков постоянного или временного типа, приуроченных ко дну ряда ущелий и, в прошлом, к первой террасе р. Сумбар (уничтоженных в течение 1930—1950-х годов), являются, возможно, вторичными.

Наблюдается в ряде случаев в одних и тех же ущельях наличие первичных и вторичных местообитаний граната, что в какой-то мере говорит об известной условности их подразделения. Вторичные местообитания граната отличаются в настоящее время большей оптимизацией водного и фитоценотического режимов и усилением роли его вегетативного размножения. В соответствии с общей экологической закономерностью происходит смена биотопов, компенсирующая изменение абиотических факторов.

По-видимому, для каждого района ареала граната характерен свой экофонд — совокупность определенных местообитаний. Вторичные местообитания граната связаны со вторичными лесами и кустарниками, возникшими вследствие антропогенного пресса в средне- и низкогорном поясах и на равнинах. Сопутствующих постоянных видов у граната на протяжении всего ареала, по-видимому, нет, его фитоценоцикл велик, число фитоценозов, в которых отмечен гранат, превышает два десятка, учтенное число родов «сопровождения» достигает 64 (и это не предел) (Левин, 1995в).

По-видимому, гранат не относится к лесным видам, а его приуроченность к шибляку связана с независимостью синузий травяного и древесного ярусов в последнем.

В ЮЗК гранат в более теплой долине р. Чандыр чаще всего приурочен к ущельям на высотах порядка 400 м над ур. м., 78 % растений произрастают на дне ущелий, 20 % — на склонах и только 2 % — на скальных обнажениях. В расположенной севернее и более холодной долине р. Сумбар гранат очень часто встречается на конусах выноса, парциальные кусты растут во многих случаях по трещинам и среди крупнообломочника. В этом регионе близкие по экологическим требованиям гранат и держидерево (*Paliurus spina-christi* Mill.) практически не встречаются вместе, что можно объяснить принципом конкурентного исключения Г. Ф. Гаузе (два вида, принадлежащие к одной нише, не могут сосуществовать).

Формации граната первичного типа относятся к одному из семиаридных типов флороценотипов теплоумеренных горных субтропических флор — шибляку или восточносредиземноморским листопадным ксерофильным лесам (Камелин, 1973). Современные гранатники являются редуцированными вариантами прашибляка, сопряженными с этим климаксом, представляя собой самостоятельный реликтовый палеоценотип. Блок формаций шибляка, включающих гранат, является центральной тополого-сукцессионной системой гранатников. Гранат относится к числу эдификаторов шибляка в Армении, Грузии, Копетдаге и в целом в Области Древнего Средиземья. Наблюдаются высокая мозаичность и гетерогенность фитоценозов, где обитает гранат, вследствие неоднородности среды, присущей этим экотопам. В редколесьях гранат сомнут не на поверхности, а под землей. Численность растений граната в отдельных местообитаниях в ЮЗК колеблется от одного растения до тысячи.

Для распространения граната характерно наличие изолятов — небольших по численности растений периферических местообитаний, удаленных от районов обитания основного числа ценопопуляций на значительные расстояния, иногда превышающие 50—100 км. В Копетдаге имеются более 10 изолятов граната — в ЮЗК и в Центральном Копетдаге, известны они и в Узбекистане, Таджикистане и Киргизии, как и в Закавказье. Большей частью возникновение изолятов не связано с воздействием человека, они представляют собой, по-видимому, «осколки» ценозов более крупного масштаба, возникших в течение былых волн жизни граната и уцелевших в экологических рефугиумах.

Гранат по пластичности типов стратегии жизни можно отнести к полистратегическим видам. В оптимальных условиях он доминант и эдификатор и выступает в качестве виолента (или K-стратега), в экстремальных условиях он проявляет себя в качестве патиента, в ряде случаев — как эксплерент (r-стратег) (при снятии конкуренции вследствие локальных territорий миникатастроф, при антропогенном прессе и т. д.). Гранат можно отнести к коннекторам-доминантам, так как благодаря вегетативному размножению он способен создавать густые заросли. Гранат в качестве ассектатора встречается во многих районах Области Древнего Средиземья, становясь в определенных локальных условиях эдификатором — виолентом благоприятных и ненарушенных местообитаний.

В ряде местообитаний гранат ведет себя как автохтонный ценофоб — вид, на территории первичного ареала не входящий в состав сукцессионной системы, поселяющийся на местах, лишенных растительности еще до того, как там появятся пионерные виды соответствующего сукцессионного ряда, не связанный в миграционном отношении с деятельностью человека.

Гранат, по-видимому, способен входить в неполночленные ценозы периодически при нарушении их сомкнутости. Его эцезис возможен лишь при слабом развитии травяного покрова (например, на крутых склонах) и при достаточной влажности почвы в течение первых лет жизни, что характерно для плювиальных периодов, наблюдающихся в аридных регионах, возможно (по Р. В. Камелину), 3—5 раз за тысячелетие при продолжительности каждого из них не менее 2—3 лет.

**Миграция и расселение.** Миграция (распространение граната за пределы своего ареала) и расселение (процесс, протекающий в границах ареала) происходили неодновременно и, по-видимому, в соответствии с определенной этапностью: авангардная группа особей периферийной популяции—инвазионные особи этой популяции—инвазионные группы особей этой популяции—расширение границ популяции вида на новых местах—изоляция—образование новой популяции. Если принять за среднюю скорость миграции граната 10 м в год, а протяженность палеоареала с востока на запад за 10 тыс. км, то миграция могла осуществиться за 1 млн лет. В ЮЗК на это понадобилось бы в меридиональном направлении 10—12 тыс. лет, а в широтном — 5 тыс. лет.

Горные склоны хребтов были важнейшими миграционными путями вследствие периодически возникающих обнажений как результата эрозионных процессов и оползней. Реальная же скорость миграции граната, по-видимому, была несколько меньшей (0.5—5 м / год), как и общее время миграции, так как реализовывался гомоэкологический тип миграции — в места с условиями, отвечающими экологическим требованиям мигрирующего вида.

**Диссеминация и возобновление.** Уровень «производства» семян граната напрямую связан с экотопическими и погодными условиями и в благоприятные годы, по нашим подсчетам в ЮЗК, достигает 0.1—1.0 млн / куст, или в пересчете в зависимости от плотности растений в ценозах до 1—100 млн / га. Гранат совмещает несколько способов распространения семян и относится к зоохорам (эндозоохорам, орнитохорам, мирмекохорам), гидрохорам (при действии ливневых осадков, особенно на склонах) и механохорам (при высыпании из плодов после растрескивания околоплодника и под воздействием ветра). Процесс диссеминации и дисперсии семян граната — многофазный: 1) растрескивание плодов или появление отверстий в околоплоднике вследствие погрызов грызунами и расклевывания птицами; 2) частичное высыпание семян после растрескивания плодов под воздействием силы тяжести, ветра и ударов плодов о ветви; 3) распространение семян на различные расстояния с участием различных агентов (в основном зоохория); 4) субстратная фаза — рассеивание с поверхности подстилки или почвы (гидрохория, эндозоохория, мирмекохория, втаптывание и др.).

Гранат относится к мезобиотикам — видам, всхожесть семян которых может сохраняться до 15 лет. В наших опытах большинство семян прорастало в год посева, следующий за годом их созревания, на седьмой год после сбора семена давали единичные всходы. В природных условиях семена, сохраняющие всхожесть более одного года, встречаются очень редко, возможно, у них имеется более твердая склеротеста.

Гранат относится к медленно или очень медленно диссеминирующим растениям. Растрескивание околоплодника у разных биотопов начинается с июля—августа (чему способствуют неблагоприятные экологические условия, прежде всего засуха) и продолжается до октября (встречаются и нерастрескивающиеся формы). Плоды, образовавшиеся из поздно появляющихся цветков (при самоопылении), часто сохраняют семенной запас до середины следующего года (явление серотинии). Семена, не потребленные животными, при диссеминации в основном попадают в подкронное пространство, что обусловливает синаптоспермию — прорастание семян возле материнских растений.

Агентами диссеминации являются многие виды птиц и млекопитающих, дальность разноса семян различна (кабаны, дикобразы — до 10—15 км, птицы — десятки км).

Особенности химизма семян граната (содержание в масле ненасыщенных кислот) обусловливают короткий век (всхожести), поэтому наличие семян граната в почвенном банке семян еще не определяет реальный семенной резерв. Очень неравномерное периодическое пополнение банка семян вследствие изменения интенсивности поступления семян в почву («дождя семян») и возникновения «волн диссеминации» есть следствие колебаний уровня плодоношения и погодичной продукции семян в ценопопуляциях, изменяющихся в результате отрицательного воздействия абиотических факторов среды, довольно часто наблюдающегося на северной границе ареала, а также воздействия многолетних погодных и климатических циклов и свойственной гранату периодичности плодоношения.

Семенное размножение во многих регионах на площади природного ареала граната резко ослаблено и осуществляется редко вследствие гибели большинства семян, занятости экологических ниш и высокой степени их аридности в течение современной эпохи. Эффективные инспермация и семенное возобновление предполагают оптимальное сочетание урожайного года, подавления численности грызунов, благоприятных погодных условий в течение ряда последующих лет с достаточно регулярными и обильными осадками. Подобные ситуации в природных условиях могут реализоваться нечасто.

На северной границе ареала основным способом, генеральной жизненной стратегией для самоподдержания ценопопуляций граната в современную эпоху является вегетативное размножение.

Наши подсчеты в ЮЗК показали, что всходы в подкронном пространстве образуют 0.016 % семян, продуцируемых растением, проростки погибают к середине лета с наступлением почвенной засухи (неизбирательная элиминация). Периодические перерывы в появлении всходов в подкронном пространстве кустов граната продолжаются несколько лет и, по-видимому, связаны с динамикой численности грызунов (волны жизни). В благоприятные годы число сеянцев в подкронном пространстве достигает к моменту наступления почвенной засухи (обычно в июне—июле) 25.3 (7—63) шт. на м$^2$, а площадь полигона, занимаемая одним сеянцем, — 39.5 см$^2$. Погибают они, обычно развив 3—10 листьев и достигнув высоты 3—8 см. Выживаемость сеянцев граната в современную эпоху очень низкая, в ЮЗК она не превышает 0.003 %. Это явление можно охарактеризовать как микроэлиминацию (по: Е. Н. Синская, 1948) на ювенильном уровне (сам процесс может реализоваться и позднее на имматурном, матурном и сенильном уровнях в допопуляционной, популяционной и постпопуляционной фазах).

Таким образом, к особенностям диссеминации и возобновления граната относятся: 1) наличие в краевых популяциях частого диаспорического голода; 2) быстрая потеря численности всхожих семян в подстилке и верхнем слое почвы (почти полная исчерпаемость в течение года); 3) перерыв в инспермации семян из-за периодического катастрофически сильного потребления большей части семян (до 97 % и более) животными (репродуктивная депрессия) прежде всего вследствие наступления пиков в динамике численности грызунов (волны жизни) или периодической гибели надземной части растений от морозов и засухи; 4) сохранение части семян в мелких поздних нерастрескивающихся плодах до следующего года; 5) гибель банка проростков в основной массе в первое же лето (с наступлением засухи); 6) реализация банка вегетативных зачатков при повреждениях или гибели надземной части у того или иного числа растений.

**Экология.** Гранат можно отнести к макротермам, жаростойким растениям, выносящим температуру воздуха до +46—48 °С в сочетании с горячими сухими ветрами. При достаточной водообеспеченности в этих условиях наблюдается в период цветения лишь обгорание лепестков. При водном дефиците перегрев в августе приводил к гибели и засыханию листьев. Гранат более жаростоек, чем *Pistacia vera* L. и *Amygdalus bucharica* Korsh.

Для нормального роста и развития граната необходимы суммы активных температур (выше +10 °С) в пределах 3100—6000° (в зависимости от регионов и сроков созревания плодов у различных сортов и форм) (Левин, 2001).

Выявлена определенная изменчивость теплоустойчивости цитоплазмы клеток и способности к плазмолизу у различных форм граната (данные А. Я. Язкулиева).

Гранат неморозостоек. В природных условиях он подмерзает в различной степени при температурах −11—18 °С (культивируемые карликовые формы — при −7 °С и ниже). Степень подмерзания растений в значительной степени зависит и от экотопа, условий вегетации предыдущего сезона, влагообеспеченности, погодного и температурного режимов и др. Среди культивируемых сортов наблюдается отрицательная корреляция между степенью твердости склеротесты семян и морозо- и зимостойкостью сортов. Морозостойкость и зимостойкость различных сортов и форм связаны также с продолжительностью периода зимнего покоя, устойчивостью побегов к обезвоживанию и способностью восстанавливать морозостойкость после оттепели при повторном похолодании.

При весенних заморозках (–1.5—2.0 °С), наступающих иногда в ЮЗК после начала вегетации и особенно опасных после опадения почечных чешуй и начала роста листовых пластинок переходных листочков, наблюдаются криоморфозы — формативные изменения молодых листочков (искривления края листовой пластинки, ее изгибы, появление выпуклых пигментированных пятен) и криотравматозы — отмирание большей или меньшей части пластинки молодых листочков. Позднеосенние заморозки (–2—3 °С и ниже) могут привести к преждевременным гибели и высыханию листьев.

Гранат является гелиофитом, отрицательно реагирующим на сильное затенение, при котором происходит отмирание мелких веток внутри куста и концентрация листового полога у поверхности кроны.

Гранат можно считать ксеромезофитом или ксерофилизованным мезофитом, весьма устойчивым к воздушной засухе, но плохо переносящим недостаток или избыток влаги в почве и высокий уровень грунтовых вод. Приуроченность граната к горным районам аридной зоны помимо прочего связана с экотопической неоднородностью аккумуляции осадков. Это перераспределение осадков позволяет ему существовать в регионах с весьма широкой амплитудой величин годовых осадков. В зонах недостаточного увлажнения (например, в ЮЗК) растения граната часто концентрируются в экотопах, в которых макрорельеф обеспечивает дополнительный сток дождевой влаги.

Гранат может выступать в нескольких «ипостасях»: тропофита — вида, развивающегося в условиях резко переменной влажности почвы в периодически засушливых местообитаниях и совмещающего в онтогенезе черты мезофита и ксерофита, фреатофита — при использовании корневой системой грунтовых вод из глубоких слоев почвы, трихогидрофита — при использовании корневой системой поднимающейся капиллярной влаги в поверхностных горизонтах, омброфита — при использовании корневой системой гравитационной и подвешенной капиллярной влаги из поверхностных слоев почвы.

Относительно частые погодные аномалии приводят к тому, что в ряде местообитаний гранат периодически страдает от засухи, что приводит к засыханию листьев, частичному или полному листопаду, остановке роста плодов, замедлению их созревания и усилению растрескивания, к более сильному повреждению растений морозами в последующую зиму. После теплых зим наблюдаются более раннее окончание периода покоя, преждевременное начало вегетации, увеличиваются возможности повреждения листьев и растущих побегов возвратными морозами.

Гранат является гликофитом, среднесолеустойчивым видом, хорошо переносящим избыток кальция.

Гранат относится к видам с устойчивыми к воздействию огня подземными органами (прежде всего ксилоподием, выступающим как депо ассимилятов), с легко и быстро отрастающей после пожара в течение сезона вегетации надземной частью. Пожары как локальные катастрофы прерывают плодоношение и приводят к различной длительности диаспорическому голоду. В ЮЗК пожары в горах и ущельях, где обитает гранат, чаще всего антропогенного происхождения, стали в конце XX—начале XXI в. заметным и частым явлением, серьезно влияющим на состояние фитоценозов граната.

Гранату присуща высокая степень микотрофности (по данным К. И. Еропкина) в природе и в культуре, в качестве микоризообразователей выступают различные виды.

Период покоя у граната в странах Средней Азии и Закавказья начинается в ноябре—декабре и заканчивается в конце января—начале февраля. В теплые зимы вегетация может начаться в феврале, хотя обычно она начинается в марте. Раннее начало вегетации приводит иногда к повреждениям распускающихся почек и молодых побегов весенними заморозками. Вегетация продолжается до октября.

**Ритмика.** Гранат отличается ритмологической пластичностью, определяемой лабильностью продолжительности отдельных фенофаз. Поэтому в разных районах и условиях, в различных возрастных группах его можно отнести к разным феноритмотипам. В пределах ареала на территории Области Древнего Средиземья гранат принадлежит к летнезеленым растениям с зимним периодом покоя — сухосезоннозеленым длительно вегетирующим растениям, в тропиках (культивируемые и одичавшие формы) — к влажносезоннозеленым растениям. Из-за отсутствия мощного синхронизатора — периода зимнего покоя — в тропиках вследствие десинхронизации роста и развития можно наблюдать у граната наличие побегов частично облиственных или полностью дефолиированных, но несущих бутоны или цветки (это ясно наблюдалось на гербарном материале из Южного Китая, Явы, Эфиопии, Замбии, Бразилии, Флориды и о-ва Тобаго). Аналогичное явление десинхронизации наблюдалось в ЮЗК в редкие годы, когда после выпадения позднеосенних дождей и последующей теплой погоды на частично дефолиированных побегах развивались бутоны и цветки из зимующих почек.

**Популяции.** Популяции граната могут находиться в различных фазах развития: 1) экспоненциальная фаза роста; 2) фаза стабилизации; 3) экологический кризис; 4) коллапс. Эти фазы развития популяций наблюдаются, по-видимому, в различных регионах современного природного ареала и за его пределами, иногда они все представлены в отдельных ценопопуляциях мозаично.

Популяции граната очень разнородны. В состав ценопопуляций на разных этапах их развития входят различные образования, от особей-основателей, биотипов, инбредных и гетерозиготных генет и рамет, единичных клонов, клональных фрагментов, смесей клонов, семей, смесей клонов и семей, соседств до малых и больших популяций колониального типа (зарослей), их «обломков» и т. д. (Левин, 1997). Разрывы в единой популяционной системе, приводящие к пространственной микроизоляции, связанные с временными изменениями природных факторов и антропогенным прессом, ставшим в современную эпоху весьма серьезным фактором, приводят к инсуляризации, фрагментации периферических популяций, т. е. островной модели существования вида, довольно обычной вдоль северной границы ареала.

В ЮЗК в современную эпоху вследствие локально-топографических барьеров для граната характерна пространственная (топографическая) изоляция ценопопуляций и отдельных групп меньшего масштаба из-за геоморфологических и биотических преград — непригодных для обитания или непреодолимых для миграции и заноса семян территорий.

Локальные авангардные популяции представлены часто сериями парциальных кустов, в лучших местообитаниях сливающихся в заросли, а в худших — сокращающихся до немногочисленных или единичных растений.

Трудно говорить о «видимых» процессах в популяциях (по выражению Е. Н. Синской, 1948) граната. Волны жизни его ценопопуляций, по-видимому, недоступные наблюдению, имеют, возможно, очень крупный временной шаг, соотносимый с продолжительностью гумидных и аридных периодов соответствующих солнечных циклов.

**Внутривидовая классификация.** Гранат не имеет в природе внутривидовых ареальных единиц, внутривидовая изменчивость его не достигает достаточной степени организованности, чтобы можно было говорить о внутривидовых таксономических категориях уровня подвида. Многим признакам свойственна непрерывная изменчивость, альтернативных и дискретных признаков значительно меньше. Наша классификация форм и культиваров граната (Левин, 1991а) представляет собой доработанную систему Б. С. Розанова (1961), в основу которой положены главным образом признаки окраски молодых листьев, цветка, лепестков, плода. Она включает 2 группы разновидностей (convarietas), объединяющие 4 разновидности (varietas), и 6 декоративных разновидностей.

**Мутагенез.** Гранат относят к радиорезистентным видам, что, по-видимому, связано с его богатством аутоантимутагенами (в частности, токоферолом, содержащимся в семенах), создающими определенную буферную систему. Возможно, с этим связана в известной мере и персистентность граната.

Спектр выявленных мутаций у граната довольно велик. Уникальность строения плода граната, по-видимому, есть следствие макромутации. В ценопопуляциях граната в ЮЗК — рефугиуме рецессивных мутаций нашелся ряд растений с фенотипически выраженными редкими мутациями (многие с частотой не более 0.005 %), с признаками относительной морозостойкости, простратного роста, густого ветвления, узколистности, узких лепестков, розовой окраски лепестков, стерильности, мелкоплодия, разной степени растрескиваемости плодов (вплоть до нерастрескивающихся форм), сладкого вкуса сочных семян, гармоничного кислосладкого вкуса, различной степени твердости склеротесты семян (вплоть до почти «мягкосемянных» форм), перфораций семян (образование которых изучала Т. Д. Вышенская), малой массы семян (масса 100 шт. — менее 1 г) и т. д.

В 1930-х годах в Мардакянском отделении ВИР среди сеянцев дикого копетдагского граната были выявлены плакучие формы, формы с голубой окраской околоплодника, с желтой окраской лепестков.

Встречаются у граната и полиплоидные мутации, спонтанные и индуцированные. Довольно обычное для граната возникновение соматических мутаций (особенно в условиях культуры), возможно, связано с отсутствием токоферола (или других аутоантимутагенов) в вегетативных органах.

Часто возникающими соматическими мутациями (особенно при ухудшении условий культуры) являются бесплодные клоны, имеющие внешне нормальные обоеполые цветки с эмбриологическими аномалиями, их некрупные плоды представляют собой разросшуюся внутри плода ткань околоплодника и не содержат обычно семян.

Более высокое накопление аутоантимутагенов, вероятно, происходит в более экстремальных условиях, например на периферии ареала и в горах. В условиях экологического оптимума следует ожидать более частого появления и сохранения мутаций. Так, карликовая форма *Punica granatum* L. var. *nana* Pers. возникла на Антильских островах в равнинных условиях тропического климата.

**Жизненные формы.** Основной жизненной формой граната в пределах природного ареала является жизненная форма геоксильного листопадного кустарника (с продолжительностью поступательного роста стволов в течение 3—7 лет, живущих затем достаточно долго, до двух десятков лет и более), характерная для зарослей по дну узких менее морозоопасных ущелий и их склонов (450—760 м над ур. м.). Гораздо реже (менее 1 %) в очень жестких условиях у верхних пределов распространения и на скальных экотопах встречаются модификанты — жизненная форма кустарничка и единично — полупростратные формы (Левин, 1976). Культивируемые карликовые декоративные формы на северной границе их культуры существуют по сути в виде жизненной формы полукустарничка, теряя ежегодно отмерзающую надземную часть. Жизненная форма дерева в природных условиях гранату не присуща. Таким образом, гранат является, по Раункиеру, микро- или нанофанерофитом, при высоте соответственно в пределах 2—8 и 0.2—2 м. В культуре гранат выращивается в виде древовидных, кустарниковых и простратных (при укрытии) формировок. В конце XX в. селекционеры получили в результате серии скрещиваний и отбора полукарликовые (до 1.5—2.0 м выс.) плодовые формы, более приспособленные для укрывной культуры в континентальном климате Средней Азии. Таким образом, мы имеем у граната систему генетически обусловленных биоморф и альтернативных им фенотипических модификантов разного размера, эректоидных, простратных и переходных между ними.

Продолжительность жизни растений граната достигает 100—300 лет и на уровне клона она возрастает. На северной границе ареала под влиянием суровых условий среды, прежде всего периодических экстремальных низких температур воздуха, происходят периодические вымерзание и смена надземных частей, достаточно синхронные на больших территориях, наблюдающиеся до 3 и более раз в течение столетия. В ЮЗК у растений граната зафиксировано до 10 таких смен в течение жизни растений. В периоды между катастрофическими вымерзаниями крон растения граната на северной границе ареала формируют обычно многоствольные кусты, размеры их и количество осей в каждом кусте коррелируют с возрастом корневой системы и степенью оптимальности условий среды. По соотношению возраста осей в кусте, по-видимому, можно судить об уровне оптимальности условий среды для роста в конкретном экотопе. В наших исследованиях в ЮЗК в различных ущельях число осей в кусте колебалось от 8 до 62, доля осей в возрасте до 5 лет составляла 13.0—35.5 %, от 6 до 10 лет — 16.6—57.1, более 10 лет — 11.3—69.6 %.

В жестких условиях среды у граната довольно рано начинается процесс партикуляции (в наших опытах подсева семян граната в ущельях ЮЗК партикуляция наблюдалась уже у десятилетних растений), отмеченный примерно у 80 % растений.

**Вегетативное размножение.** В условиях, когда семенное размножение затруднено, преобладает вегетативное как основной способ самоподдержания ценопопуляций, выражающееся в возникновении корнеотпрысков (максимальное удаление от материнского куста — до 10 м). Возникновение отводков — спорадический способ, связанный с сейсмической активностью на склонах или с прохождением селевых потоков.

Вегетативное размножение способствует возникновению генетически однородных клонов. Гранату, как и другим клонообразующим растениям, свойственны модульная конструкция, способность к быстрому освоению свободных местообитаний и формированию зарослей. Распад клонов, образование серии рамет и парциальных кустов могут служить, возможно, показателями определенной фазы сенильного этапа (геронтогенеза).

**Размеры растений.** Высота растений граната колеблется от 1 до 10 м, декоративные карликовые и полукарликовые формы достигают 0.2—2.0 м. На предельных высотах произрастания дикого граната встречаются фенотипические карлики высотой до 1 м; перенесенные в условия культуры они приобретают свойственные виду размеры.

**Корневая система.** Корневая система дикого граната очень пластична, выделяются две группы скелетных корней, растущих горизонтально (на расстояние до 3—10 м) и вертикально (на глубину до 2—3 (8.5) м). Основная масса корней (75—80 %) культивируемого граната расположена на глубине 0—120 см. Число корней на расстоянии 1 м от растения в 2 раза превышает число корней на расстоянии 1.75 м. Наибольшее число корней расположено в слое на глубине 20—60 см.

**Ксилоподий.** Гранату, как настоящему кустарнику, свойственно наличие ксилоподия — одревесневшего подземного стебля. Ксилоподий выполняет функции вегетативного возобновления и хранилища запасных ассимилятов и является своеобразным гарантом сохранения растений при старении надземной части и периоды действия неблагоприятных и критических факторов среды (засухи, морозы), а также буфером, аккумулирующим основную массу поступающих из почвы токсичных солей и предотвращающим тем самым их интенсивный приток в надземные органы. У вегетативно размноженных растений ксилоподий появляется уже в возрасте 4—6 лет, у сеянцев в природных условиях — в 10-летнем возрасте. По-видимому, немаловажна роль ксилоподия и в период перехода растений к плодоношению. Продолжительность формирования ксилоподия предопределяет, возможно, крайние северные рубежи произрастания граната; если молодые растения семенного происхождения не успевают сформировать ксилоподий в промежуток между двумя суровыми зимами, то они погибают. У растения в возрасте 145 лет в ущелье Йол-дере (ЮЗК) на ксилоподии имелись следы 10 сменившихся крон. Роль ксилоподия особенно важна в маргинальных популяциях, существующих в экстремальных условиях.

**Побеги.** При формировании кроны куста граната вначале возникают побеги формирования, образующие сам куст, а следом в течение ряда лет на этих побегах формирования образуются системы вегетативных побегов ветвления — разветвленных годичных побегов, возникающих из одной почки возобновления, включающих 1—4 прироста годичного побега и систему из 1—3 порядков ветвления силлептических и пролептических побегов. Рост порослевых побегов менее зависит от условий внешней среды, его интенсивность флюктуирует, наблюдаются 1—6 максимумов в течение вегетации.

Рост побегов граната в кроне продолжается с марта—апреля до конца июня. У молодых растений в условиях культуры наблюдается вторая волна роста побегов в июле—августе. В зависимости от условий рост побегов может происходить по одно-двухвершинной кривой. Интенсивность роста побегов падает с понижением среднесуточной температуры воздуха до уровня несколько выше +10 °С. Общее число годичных побегов в кроне достигает в зависимости от возраста и сорта или формы 2.0—6.5 тыс.

У молодых растений в условиях культуры или у взрослых после потери по той или иной причине надземной части куста развиваются порослевые сильнорослые побеги (типа волчков), достигающие длины от 1.00 до 4.67 м. У растений в возрасте 35—37 лет в этих условиях число порослевых побегов достигает у разных сортов и форм 12—348.

Побеги граната подразделяются на ряд групп: 1) по величине — удлиненные (долихобласты), укороченные (брахибласты) колючки; 2) по срокам появления — весенние, летние, осенние; 3) по характеру развития — вегетативные, генеративные: а) специализированные — из зимующих цветковых почек, б) неспециализированные — образующиеся на одно-двулетних ветвях, в) образующиеся на побегах 2—3-го и других порядков, возникших в текущем году.

Окраска коры побегов варьирует, у двух третей из изученных по этому признаку 484 сортов и форм она серая, у трети — красноватая.

Гранату свойственно большей частью усыхание верхушки основной оси годичного побега после остановки роста и формирования в пазухах верхнего метамера псевдотерминальной почки. В редких случаях в наиболее теплых районах после очень мягких зим сохраняется неусохшая и необломившаяся верхушка осеннего прироста годичного побега, даже не всегда полностью вызревшая.

Побегам граната многих сортов и форм свойственно наличие большого числа колючек, представляющих собой верхнюю часть силлептических побегов. При небольшом размере этого побега он весь превращается в колючку, несущую недоразвитые почки, вскоре осыпающиеся. У ряда сортов и форм колючек мало или они отсутствуют. Среди изученных по этому признаку 407 сортов и форм коэффициент колючести — отношение числа колючек к длине побега — у бесколючих или малоколючих образцов (численностью 5.6 %) не превышает 0.05, у 63.7 % изученных образцов он составляет 0.11—0.40, у самых колючих форм (численностью 0.2 %) — превышает 0.70. Имеется определенная корреляция между вкусом сочных семян и степенью колючести побегов, сладкоплодные формы обычно бесколючие.

**Почки.** Для почек граната характерен тропический тип развития, и они не нуждаются в периоде воздействия низких температур для перехода к генеративному развитию. Почки граната подразделяются на ряд групп: 1) незимующие — терминальные и пазушные цветковые (располагаются на побегах текущего года 1—3-го порядков ветвления, распускаются в год образования), терминальные вегетативные (пробуждаются на облиственных побегах без или после периода летнего покоя), пазушные вегетативные (пробуждаются на облиственных побегах без или после периода летнего покоя и дают начало побегам 2—3-го и последующих порядков — пролептическим и силлептическим), придаточные (развивающиеся на корнях или стволе); 2) зимующие один год — зимующие цветковые (располагаются обычно на брахибластах и распускаются весной в начале вегетации), псевдотерминальные и пазушные вегетативные (распускаются весной), покоящиеся цветковые (распускаются в течение периода вегетации), покоящиеся пазушные вегетативные (распускаются в течение периода вегетации), придаточные; 3) зимующие более одного года — покоящиеся пазушные вегетативные (не имеют вторичного роста в толщину, существуют несколько лет и чаще всего отмирают), спящие пазушные вегетативные (имеют вторичный рост в толщину, существуют много лет, очень маленькие по размеру, слабо дифференцированы), покоящиеся придаточные почки (располагаются на корнях и стволе, существуют много лет).

**Листья.** Гранату присущи гетерофиллия, различия в форме и размерах листьев и длине черешков на ростовых и укороченных (типа кольчаток) побегах, связанные с генотипическими особенностями и экологическими различиями местообитаний. Разные сорта и формы различаются по числу устьиц (по данным Е. А. Соколовой).

Растения разных сортов значительно различаются по степени облиственности. В возрасте 8 лет число листьев на растениях разных сортов колеблется в среднем в пределах от 13 до 56 тыс., максимальное — от 14 до 72 тыс., листовая площадь соответственно 88—476 и 95—501 м$^2$. По-видимому, к этому возрасту растения достигали пика облиственности, потому что растения, имевшие возраст после посадки 35—37 лет и возраст надземной части 4 года (после ее смены вследствие подмерзания), имели почти такую же листовую поверхность, как и растения восьмилетнего возраста.

Продуктивность фотосинтеза у разных сортов и форм, по-видимому, различна, о чем можно судить по косвенному показателю — площади листьев, приходящейся на 1 кг плодов, варьирующему у разных сортов в пределах от 1.96 до 3.17 м$^2$.

**Листопад.** Переходные от почечных чешуй листочки граната на юге Средней Азии обычно желтеют и опадают в апреле—мае. Взрослые типичные листья начинают желтеть при нормальной влагообеспеченности в октябре, массовое пожелтение и листопад протекают обычно с середины октября и в ноябре. Иногда бывают отклонения в ту или иную сторону от этих сроков. Преждевременное пожелтение листьев стимулируют почвенная засуха (начиная с августа), ранние осенние похолодания и заморозки. На порослевых побегах листья остаются зелеными до наступления морозов. Задержка пожелтения листьев наблюдается также у молодых растений, особенно тех, у которых наблюдался поздний осенний рост побегов. Листья, развившиеся во второй половине вегетации, желтеют и опадают позже листьев весенней генерации. Продолжительность периода листопада сильно варьирует в зависимости от состояния растений и погодных условий. В субтропических и тропических регионах у так называемых вечнозеленых форм граната смена листьев происходит более или менее постепенно.

**Цветение.** Первое цветение граната в благоприятных условиях наблюдается в условиях культуры у сеянцев нередко в первый год жизни, когда формируются единичные физиологические мужские цветки (Левин, 1978а). У карликовых форм цветение в этом возрасте более обильное. Вегетативно размноженные растения культивируемых сортов обычно зацветают на 2—3-м году жизни, и нарастание числа образующихся цветков, связанное с увеличением размеров кроны, происходит до 8—10 лет и далее, когда на растении образуется до 10—12 тыс. цветков.

Цветоносные побеги различного размера появляются на ветках самого разнообразного генезиса (в основном 1—2-летнего возраста). В большинстве они являются неспециализированными и не имеют существенных морфологических отличий от вегетативных побегов. Первые укороченные цветоносные побеги, появляющиеся в незначительном числе весной из зимующих цветковых почек, несут в основном одиночные цветки. К началу массовой бутонизации возникает большое число цветоносных побегов на брахибластах, имевших зимой вегетативный конус нарастания. Позднее цветоносные побеги появляются на долихобластах, выросших в предыдущем году. После окончания массового цветения цветоносные побеги появляются на побегах текущего года, имеющих различную длину, вплоть до побегов, возникающих из спящих почек и достигающих 1.0—1.5 м длины и более. В период массового цветения преобладают одно- или малоцветковые соцветия. Довольно часто наблюдается относительно равномерное расположение одиночных цветков или малоцветковых соцветий на цветоносных побегах, появляющихся по всей длине годичного побега. Соцветия, развивающиеся на цветоносных побегах после окончания периода массового цветения, развивают большое число цветков. Из 25—30 бутонов, как правило, развиваются 3—5 (7—9) цветков, остальные бутоны обычно опадают вскоре после появления.

Процессы цветения, опыления, оплодотворения и развития зародыша у граната протекают при более высоких температурах, чем процессы роста и образования цветковых почек. Скорость распускания цветков, продолжительность их цветения несколько различны в разных регионах.

Формирование цветков и цветение в течение вегетации в благоприятных условиях (прежде всего увлажнения) в субтропической и тропической зонах протекают в течение нечетко разделенных 1—4 периодов, интенсивность проявления которых зависит от возраста растений и условий среды; создается иногда впечатление почти непрерывного цветения в течение года.

В природных аридных условиях северной границы ареала реализуется лишь один период цветения. Позднее цветение в условиях культуры в районах вдоль северной границы ареала можно рассматривать как «осколок» прежних ритмов, ныне проявляющихся в тропической зоне.

Соцветие у граната — дихазий, часто в той или иной мере редуцированный, что, по-видимому, связано с недостатком ассимилятов.

Цветки граната обоеполые, актиноморфные, почти сидячие или на очень короткой цветоножке, изменчивые по размерам. Чашечка чаще 5—7-лопастная, венчик — 5—8-членный. Размеры, число и окраска чашелистиков и лепестков сильно варьируют, как и длина столбика, форма, размер и окраска стилоподия. Большинству диких форм и культиваров свойственна оранжево-красная или интенсивно-красная (пурпуровая) окраска лепестков, редко в природных условиях встречается белая или розовая. У декоративных форм лепестки имеют также розовую, розово-пеструю, пестро-красную, темно-красную, вишневую, кремовую и оранжевую окраску лепестков. Тычинки многочисленные. Различий в строении пыльцевых зерен у разных культиваров и форм дикого граната ЮЗК, по данным В. Н. Косенко, не выявлено.

У граната наблюдается большая изменчивость в степени прорастания пыльцевых зерен и уровне их дефективности по годам, имеющая генотипическую и экологическую обусловленность и зависящая также от времени развития цветков в течение вегетации (Левин, 1978а).

Перекрестное опыление осуществляют различные виды пчелиных, цветки посещают также разные виды бабочек, жуков, муравьи и др. Ряд фитофагов уничтожают в цветках, в основном пыльники. Наряду с ксеногамией наблюдаются самоопыление и собственно аутогамия, способность к которой весьма изменчива и зависит от географических и экологических условий. Самоопыление, по-видимому, преобладает у обоеполых поздно появляющихся цветков.

Цветкам граната свойственна определенная диморфность, наряду с обоеполыми цветками образуются физиологически мужские (число их достигает 90—95 %), с широким варьированием степени развития гинецея, у которых имеются в той или иной степени укороченные столбики и недоразвитая завязь, вследствие, по-видимому, определенной коррелятивной трофической регуляции, приводящей к андромоноэции как первоначальному этапу дивергенции половых форм (не достигающему крайнего предела). Соотношение типов цветков у граната зависит от возраста, состояния растений и экологических условий, прежде всего уровня водообеспеченности. Наблюдается определенная онтогенетическая и погодичная изменчивость числа образующихся обоеполых цветков, приводящая к периодичности плодоношения. В жестких экологических условиях (особенно при частых на северной границе ареала вымерзаниях надземной части кустов) возникают полностью стерильные соматические мутации, образующие только физиологически мужские цветки. Массовое недоразвитие пестиков и завязи в физиологически мужских цветках в период массового цветения граната, вызывающее известный темпоральный дуализм морфогенеза цветков, является, по-видимому, следствием синхронизации роста побегов текущего года и развития цветков на побегах, выросших в предыдущем году и не обладающих необходимым количеством ассимилятов, и большей аттрагирующей активности молодых растущих листьев. Но наблюдается этот феномен и у так называемых вечнозеленых сортов, культивируемых в ряде регионов Индии. Обилие цветков, свойственное растениям граната, можно рассматривать, по-видимому, как вариант дублирования, средство для перекрытия «шума» — «ошибок считывания» в виде физиологически мужских цветков, имеющих морфологические и эмбриологические дефекты, — довольно распространенный в природе способ, так как избыточность образования спор, цветков, пыльцы и семян гарантирует репродукцию при любом уровне помех.

Завязь нижняя, по всей длине сросшаяся с цветоложем, многогнездная, с 2 (реже с одним и очень редко с 3) этажами, или ярусами, гнезд, из которых нижний — с угловой плацентацией, а верхний — с париетальной. Гнезд в завязи 4—15, в верхнем ярусе чаще 6 (5—9), в нижнем — меньше. Плодолистики — сросшиеся парами двухъярусно. Семязачатки многочисленные на каждой плаценте, анатропные.

Свойственное гранату двухъярусное строение завязи является уникальным среди покрытосеменных. Его можно полагать в определенной степени аналогом терат, не уничтоженным естественным отбором в тропической зоне, где он значительно ослаблен. Это «уродство» является структурным изобретением, возникновением эволюционного новшества (Майр, 1974), известной аналогией с созданием видов. Такие структуры, появляющиеся как уродства у растений умеренных широт, обычно уничтожаются отбором, но в тропической и субтропической зонах, где отбор отбраковывает лишь чрезмерные спонтанные тератогенные образования форм, они могут сохраниться. Это эволюционное новообразование у граната можно вполне полагать ароморфным.

У граната наблюдается обилие аномалий в строении цветков: появление фасциированных цветков, образование дополнительных чашелистиков сбоку завязи, иногда и с тычинками, расположенными в их пазухе; апеталия, увеличение числа чашелистиков и лепестков, развитие дополнительных столбиков на стилоподии, развитие 2—4 стилодиев, сросшихся или раздельных, развитие трехраздельного рыльца (при нормальном двухраздельном), уменьшение числа тычинок, развитие петалодиев, стаминодиев, двух пыльников на одной тычиночной нити и т. д. Массовый тератогенез проявляется в большей степени в условиях культуры.

**Эмбриология** (по материалам Н. С. Беляевой и Т. М. Геюшевой). Тычиночные бугорки закладываются в зачатках цветка значительно раньше, чем семязачатки. Пыльник 4-гнездный, стенка пыльника развивается центробежно по типу двудольных. В сформированном виде она состоит из 5 слоев: эпидермиса, эндотеция, двух средних слоев и тапетума. Тапетум секреторного типа, 1-ядерный, на поздних стадиях становится 2—3-ядерным. К моменту образования 2-клеточной пыльцы стенки клеток тапетума разрушаются, его дегенерирующая цитоплазма распределяется между пыльцевыми зернами, где встречаются также пикнотические ядра. Образование микроспор в тетраде идет по симультанному типу. Зрелая пыльца 2-клеточная. Генеративная клетка небольших размеров, овально-вытянутой формы. В пыльниках наряду с фертильными зернами встречается значительное число не имеющих запасных веществ, деформированных и стерильных зерен.

Рыльце за 1—3 дня до раскрытия бутонов плохо восприимчиво к пыльце. В столбиках за три дня до раскрытия бутонов имеется канал лизигенного происхождения. Максимальное время от опыления до полного оплодотворения семязачатков составляет 48 ч. Спермиогенез идет в пыльцевых трубках в пределах рыльца и верхней части столбика. Спермии мелкие. В ядрах обнаруживаются ядрышки.

Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Археспорий 2—3-клеточный, иногда одноклеточный. Как правило, в семязачатке развивается один зародышевый мешок, иногда — дополнительные, в некоторых семязачатках происходят нарушения на ядерных стадиях развития женского гаметофита.

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу. Строение его типичное: 3-клеточный яйцевый аппарат, центральная клетка с 2 полярными ядрами и 3 антиподы. Ко времени созревания антиподы находятся в состоянии дегенерации, полярные ядра приближаются к яйцевому аппарату и сливаются до оплодотворения, образуя ядро центральной клетки. Размеры зрелого зародышевого мешка относительно размеров семязачатка невелики. Также незначительны размеры яйцевого аппарата относительно размеров центральной клетки. Оплодотворение происходит по премитотическому типу, без отклонений. Иногда в зародышевый мешок изливается вторая пыльцевая трубка и проникают дополнительные спермии, которые обычно задерживаются в районе яйцевого аппарата.

Первичное ядро эндосперма начинает делиться и образует однорядную пленку эндосперма, наиболее широкую на халазальном конце, после чего она дегенерирует (возможно, у отдельных форм). Эндосперм в течение 18—20 дней нуклеарный, через 15—17 дней со стадии глобулярного зародыша начинается клеткообразование, вначале в пристенной области, затем распространяется в глубь центральной клетки. На границе с центральной вакуолью эндосперм всегда остается ядерным. Через 25—30 дней после оплодотворения в эндосперме обнаруживается полиморфизм ядер и клеток. Деления на этой стадии асинхронные. Происходит дифференциация ядер по величине и степени плоидности. Полиплоидные ядра чаще встречаются в нижней части, ближе к халазальному концу. Иногда встречаются 2-ядерные клетки эндосперма.

Полисахариды в зрелом зародышевом мешке выявляются вокруг ядра яйцеклетки и в некоторых областях семязачатка. После оплодотворения количество их увеличивается и они обнаруживаются как в полости центральной клетки, так и в тканях почти повсеместно.

Период созревания зиготы длится 16—18 дней, когда она находится в состоянии митотического покоя. За это время вакуолизация цитоплазмы уменьшается, а размеры клетки и ее ядра несколько увеличиваются. Затем начинается развитие зародыша по Solanad-типу. Через 22 дня после раскрытия цветка зародыш достигает 11—14-клеточной стадии, а к 25-му дню приобретает четко выраженную глобулярную форму. Через 35 дней он имеет хорошо развитые семядоли.

Так происходит развитие в обоеполых цветках. В функционально мужских цветках в большинстве семязачатков нормальное развитие идет до вступления мегаспороцита в мейоз, затем начинаются нарушения, которые в одних семязачатках раньше, в других позже приводят к разрушению женского гаметофита. В день цветения нормальных зародышевых мешков не обнаружено.

В конце периода цветения повышается в завязях количество аномальных семязачатков и обнаруживается больший диапазон стадий их развития.

К признакам, имеющим генотипическую и экологическую обусловленность, относятся: 1) степень развития женского гаметофита в семязачатках физиологически мужских цветков; 2) количество стерильных семязачатков в обоеполых цветках; 3) количество стерильной пыльцы в пыльниках; 4) продолжительность отдельных стадий эмбриогенеза и всего эмбрионального процесса; 5) частота проникновения дополнительных спермиев в зародышевый мешок.

Фенофазы весеннего развития растений граната в пределах природного ареала — начала вегетации, бутонизации, цветения — очень подвижны и в большей мере зависят от внешних условий и состояния растений.

Цветение граната начинается в конце апреля—начале мая, массовое — протекает в конце мая—июне, последующие генерации цветков появляются (только в условиях культуры) в июле—августе, иногда и позднее. В условиях Кара-Кала самое позднее появление цветков в условиях культуры наблюдалось в начале декабря.

В развитии цветка граната выделяется 7 фаз: 1) чашелистики сомкнуты; 2) между чашелистиками появились «трещины»; 3) чашелистики начали раздвигаться, лепестки сомкнутые, смятые, пыльники незрелые, рыльце невосприимчиво; 4) чашелистики разошлись и расположены вертикально, лепестки сомкнутые, смятые, пыльники незрелые, рыльце невосприимчиво; 5) чашелистики расположены вертикально, лепестки сомкнутые, расположены вертикально, пыльники незрелые, рыльце восприимчиво; 6) чашелистики отогнуты, лепестки расправились, расположены обычно почти горизонтально, пыльники незрелые, рыльце восприимчиво; 7) чашелистики отогнутые, лепестки расправлены, расположены обычно горизонтально, пыльники зрелые, рыльце восприимчиво.

Гранат по строению и развитию репродуктивной сферы является однодомным энтомофильным факультативным перекрестником, по ритму цветения в аридной зоне северного полушария — весенне-летним видом. Одна из особенностей антэкологии граната — смена альтернативного пыльцевого режима в течение вегетации с перекрестного опыления на самоопыление, проявляющаяся чаще в условиях культуры. Это связано, по-видимому, с эфемеризацией развития насекомых-опылителей до наступления устойчивой летней жары, приводящей к раннему завершению онтогенеза большинства видов эфемеров и эфемероидов — основного источника пыльцы и нектара для насекомых.

Нектарники как сложные эмергенции — производные эпидермальных клеток, у граната развиваются внутри цветочной трубки и начинают секретировать еще в бутонах. Содержание сухих веществ в нектаре колеблется от 12 до 68 % (у 60—66 % культиваров и форм — в пределах 40—60 % сухих веществ).

У граната в процессе смены в течение вегетации пыльцевого режима с перекрестного на самоопыление инбридинг является одной из стратегий жизни вида. Инбридингу граната на северной границе ареала способствует довольно значительная и частая дисперсия его ценопопуляций на мелкие изолированные группы и отдельные особи. Апомиксис несвойственен гранату (судя по данным Н. С. Беляевой и Т. М. Геюшевой), но в результате склонности к инбридингу часто встречаются выровненные по морфофизиологическим признакам и свойствам морфотипы демов, семей и соседств в отдельных ущельях, а в селекционной практике, как показали наши исследования, инбредные потомства (1—2 поколения) хорошо повторяют родительские морфотипы.

Гранату присуща протогиния — более раннее вступление в функциональное состояние женской сферы. Рыльце становится восприимчивым за сутки до распускания цветка, наиболее восприимчиво оно в день распускания цветка, восприимчивость рыльца резко снижается на 3-й день, и на 4—5-й день оно становится невосприимчивым. Пыльники созревают на 2-й день после начала распускания цветка. Помимо ксеногамии наблюдается и самоопыление, возможна и собственно аутогамия — опыление собственно пыльцой, особенно в конце цветения. Довольно редко у граната наблюдается геркогамия — расположение тычинок и пестика, препятствующее самоопылению; происходит выдвижение пестика из бутона (в различной степени). Геркогамия проявляется спорадически, не ежегодно, у отдельных обоеполых цветков, и связана, по-видимому, с различиями температурных оптимумов для роста различных органов цветка.

**Плоды.** Плод — гранатина — нижний ягодообразный плод с наружным кожистым околоплодником, более или менее шаровидной формы, диаметром от 2 см у карликовых форм до 8—18 см у плодовых культиваров, массой от 3.5 г у карликовых форм до 2 кг и более у лучших культиваров. Индекс формы плода — отношение высоты к диаметру — колеблется у разных форм и культиваров в пределах 0.70—1.68 (изменяясь и в пределах одного растения), диаметр шейки чашечки достигает 11—15 мм, ее высота — 2—15 мм. Окраска околоплодника варьирует от зеленовато-белой до темно-красной и реже — до темно-фиолетовой, почти черной (Левин, 1978б).

Наблюдаются определенные различия в строении околоплодника у различных культиваров (по данным Г. В. Суховой) по признакам высоты клеток эпидермы, толщине внешних стенок эпидермальных клеток, толщине кутикулы, количеству рядов субэпидермальных клеток, диаметру клеток субэпидермального слоя, диаметру клеток основной паренхимы. Толщина околоплодника, число гнезд и семян в плодах сильно варьируют.

Рост плодов идет неравномерно, прирост их в высоту продолжается вплоть до созревания. Плоды, образовавшиеся от второй генерации цветков в июле—августе, растут интенсивнее плодов, образовавшихся от первой генерации цветков, но отличаются меньшими величиной и числом семян и не всегда вызревают. То же можно сказать и относительно плодов, образовавшихся от самоопыления. Встречаются довольно часто метаксении, проявляющиеся в изменении у части сочных семян внутри плода окраски и вкуса. Число семян может достигать в крупных плодах 1200—1300. Вкус саркотесты варьирует от пресно-сладкого до кисло-сладкого и у ряда диких форм — до острокислого.

В ценопопуляциях дикого граната ЮЗК частота такого редкого фена, как сладкий вкус саркотесты, достигает 0.005 %, в отдельных ущельях его концентрация возрастает в 180 раз, до 1.9 %.

По срокам созревания плодов наблюдается широкое варьирование: от начала августа у культиваров сверхраннего срока созревания до ноября—начала декабря у ряда диких нерастрескивающихся форм.

Различна и урожайность культиваров и форм. В природных местообитаниях в благоприятных условиях урожаи отдельных кустов превышали 1000—1100 плодов, в культуре — 250—300 кг/куст, величина коэффициента плодоношения (или удельной продуктивности) — урожая в расчете на единицу площади проекции кроны — колеблется в условиях культуры у 6—7-летних растений в пределах 0.04—7.13 кг/м$^2$ (или 0.30—29.65 плодов/м$^2$), у растений в возрасте 15—20 лет — 1.6—2.5 кг/м$^2$.

У форм и культиваров со светлоокрашенным околоплодником нередко наблюдаются ожоги плодов, что вызывается (по данным И. Н. Котовича) фотохимическим эффектом и следующим за ним тепловым перегревом. Развитие ожогов на околоплоднике у различных культиваров и форм коррелирует с их жаростойкостью. У форм и культиваров с темноокрашенным околоплодником защитную функцию имеют антоцианы не только как фильтры, задерживающие наиболее агрессивные фиолетово-зеленые лучи, но и как непосредственные участники окислительно-восстановительных реакций. У культиваров и форм с низким содержанием антоцианов степень поражения околоплодника ожогами повышается. Пока не установлено, какие вещества в околоплоднике являются фотосенсибилизаторами, обычно ими в растительных тканях являются зеленые и желтые пигменты.

Для граната характерно растрескивание околоплодника, способствующее распространению семян (Левин, 1981в). По этому признаку наблюдается широкое варьирование, обусловленное как генетически, так и экологически, от биотипов, у которых уже в сентябре все плоды полностью растрескиваются, до форм с плодами, не растрескивающимися вплоть до декабря.

В ценопопуляциях дикого граната ЮЗК формы с нерастрескивающимся околоплодником достаточно редки. Не существует прямой корреляции между степенью растрескивания плодов, сроками их созревания, толщиной околоплодника и глюкоацидометрическим коэффициентом сока сочных покровов семян (саркотесты).

Семена разных сортов и форм различаются по размерам, форме, весу, окраске и вкусу саркотесты, степени твердости склеротесты, наличию перфораций (которые изучались Т. Д. Вышенской).

**Онтогенез.** Эмбриональный период. Пренатальный этап. Продолжительность формирования семян на материнском растении колеблется в широких пределах от 80—90 до 180—200 дней и определяется как генетическим разнообразием форм, так и сроками образования цветков на растении. У форм и сортов со сладким вкусом сочных семян продолжительность периода формирования семян на 30—50 дней короче, чем у имеющих кисло-сладкий или кислый вкус (Левин, 1981а).

Латентный этап. В природных условиях семена прорастают в мае. В условиях эксперимента они начинают прорастать через 2—33 дня после посева, в зависимости от строения семенных покровов. Самый короткий период прорастания семян имеют формы и сорта с тонкой склеротестой, обладающие перфорациями (так называемые «мягкосемянные» сорта у пуникологов); у образцов с толстой и твердой склеростестой («твердосемянных») этот процесс растягивается до 100 дней и более. Скорость прорастания семян коррелирует с температурой почвы.

При прорастании семени сначала появляется корешок, а затем гипокотиль, выносящий на поверхность почвы свернутые семядоли, которые разворачиваются в горизонтальном положении через 7—12 дней.

Фаза всходов начинается с момента распускания зародышевой почки, первые настоящие листья разворачиваются на 7—20-й день после появления всходов, в зависимости от условий выращивания.

Ювенильная фаза начинается с момента отмирания семядолей, на 12—46-й день, при развертывании 6—8-й пары листьев. Процесс образования листьев на зародышевом побеге продолжается в течение всего периода вегетации, на протяжении 100—140 дней, формируется до 16—20 пар листьев. Рост побегов первого порядка и нарастание числа листьев у сеянцев происходят неравномерно, наблюдалось 5—6 максимумов в течение первого года жизни.

Имматурная фаза характеризуется началом роста пазушных побегов (побегов второго порядка) одновременно с нарастанием зародышевого побега. До конца вегетации развивается 8—26 боковых побегов второго порядка, несущих каждый по 10—30 листьев, к концу вегетации на сеянцах имеется 194—4200 листьев. В благоприятных условиях образуются также побеги 3—4-го порядков. К концу первого года жизни среди сеянцев можно выделить три биоморфотипа, находящихся в ювенильной, имматурной фазах и в матурном этапе (редкие сеянцы, на которых образуются генеративные побеги с единичными цветками, большей частью физиологически мужскими). Степень онтогенетического развития биоморфотипов прямо коррелирует с оптимальностью условий среды.

Матурный этап. Переход к цветению и плодоношению происходит в условиях культуры на 2—4-м году жизни сеянцев. На втором и последующих годах жизни сеянцы продолжают увеличивать размеры надземной части, образуя по модулярному типу побеги формирования и ветвления, имеющие в своем онтогенезе свои основные циклы. Системы побегов формирования образуют скелетные оси куста, в дальнейшем онтогенез его складывается из развития ряда регулярно сменяющих друг друга основных скелетных осей в ходе большого жизненного цикла. Смена этих модулей — процесс вегетативного возобновления — ускоряется в неблагоприятных экологических условиях вследствие не только старения, но и под воздействием засух и морозных зим.

Сенильный этап. В настоящее время возрастной состав растений граната в ЮЗК имеет правостороннюю асимметрию. У генет и рамет граната началом сенильного этапа, видимо, является начало клонообразования и вегетативного возобновления, появление системы парциальных кустов и усиление партикуляции исходных кустов. На этом фоне усиливается фенотипическая реализация соматического мутагенеза. В ЮЗК в связи с частой сменой надземной части (до 5 и более раз за столетие) под воздействием периодических сильных морозов обновление крон происходит достаточно часто, партикуляция отмечается не менее чем у 80 % растений. При гибели надземной части новые побеги образуются чаще всего из придаточных почек, что приводит к снятию возрастных изменений. Каково влияние общего возраста корневой системы на эти циклические процессы, пока неизвестно.

**Биохимические особенности.** Все части растения граната являются богатыми источниками ряда веществ специфического синтеза. Сок плодов содержит много биологически активных веществ: рибофлавина, Р-активных катехинов и лейкоантоцианинов, антоцианов, кумарина, фенолкарбоновых кислот, аминокислот, пектина, в небольшом количестве — двух алкалоидов, микроэлементов и др. В вегетативных органах содержится много дубильных веществ, пять алкалоидов и др. Наблюдается значительная изменчивость в содержании всех компонентов у различных форм и культиваров. По данным ТОС ВИР за 1963—1973 гг., амплитуда содержания компонентов сока плодов достигала у различных сортов следующих величин: сухое вещество — 13.66—29.60 %, сумма сахаров — 8.00—21.90 %, кислота (в пересчете на лимонную) — 0.10—3.69 %, аскорбиновая кислота — 1.50—28.19 мг на 100 г; у образцов дикого граната из ценопопуляций ЮЗК: сухое вещество — 18.80 %, сумма сахаров — 4.90—15.40 %, кислота — 0.07—10.90 %, аскорбиновая кислота — 6.1 мг на 100 г.

Содержание масла в семенах граната (имеющего очень приятный вкус, чрезвычайно быстро высыхающего, пригодного для изготовления эмалей) колеблется (по данным Г. А. Степаненко и Г. И. Глушенковой) в пределах 23.3—20.4 % (по результатам анализов 47 сортов и форм), в масле содержится 8 жирных кислот, содержание пуниковой кислоты у 78.72 % образцов превышает 70 %, у ряда образцов отмечено высокое содержание в масле лауриновой, пальмитиновой, пальмитолеиновой, олеиновой и линолевой кислот.

Отмечена значительная разница в содержании N, P, K, Ca и Mg в листьях дикого и культивируемого граната в зависимости от районов произрастания или культуры.

**Доместикация, культура и дичание.** К рубежу плейстоцена и голоцена, когда границы ойкумены относительно стабилизировались, человек занял районы ареала дикого граната. Такие признаки, как крупные яркие плоды, имевшие в ряде случаев приятный вкус, могли привлечь внимание собирателей. Первые попытки доместикации граната имели основой бессознательный отбор в его ценопопуляциях вокруг стоянок полуоседлых коллективов, периодически возвращавшихся к местам концентрации этого вида в сезон созревания плодов. В ряде случаев при этом происходил внутрипопуляционный отбор непосредственно в природных условиях — скрининг по фенотипу, продолжавшийся затем в рудеральных ценозах, появлявшихся вокруг стоянок и возникавших на основе отобранных при сборе лучших по качеству плодов. Здесь мог протекать отбор уже во втором поколении, имевшем более обширный фенотипический материал для отбора на фоне улучшенного питания растений в условиях усиления гумусирования почв в рудеральных ценозах возле стоянок человека. Так могли возникнуть первые лесосады, откуда лучшие образцы впоследствии, после появления ирригации и освоения способов размножения, были интродуцированы в культуру. И здесь в течение десятков веков в ходе народной селекции были получены сотни высококачественных сортов.

Исторически этапы процесса вхождения граната в культуру можно представить следующим образом: собирательство—скрининг в ценопопуляциях—синантропизация и возникновение рудеральных ценозов—скрининг лучших рудеральных форм—прямая доместикация—селекционная доместикация—выходы за пределы локусов доместикации—формирование культурного ареала—концентрация культуры в экологически оптимальных регионах.

К числу основных проявлений доместикационного синдрома (при создании искусственных экологических ниш) можно отнести морфологическую дифференциацию, быструю мобилизацию скрытой изменчивости, общее повышение изменчивости при снятии давления естественного отбора, проявление многих ценных рецессивных признаков у доместицированных форм, повышение мутабильности, эффект основателя, эффект рекомбинаций и сцепления генов, освобождение от генетического груза, свойственного дикому типу. Грандизация плодов протекала при этом со средней скоростью, повышение морозостойкости (относительно) — с высокой (при отборе на соответствующем провокационном фоне).

Гранат — культивируемое более 50 столетий сочносемянное плодовое растение плюрилокального происхождения, ведущая субтропическая плодовая культура на территории стран Средней Азии и Закавказья, одно из древнейших культивируемых растений аридной зоны. Он входил в число пяти плодовых пород «первой волны» доместикации в Старом Свете (упомянутых в Ветхом Завете и включавших помимо него маслину, виноград, инжир и финиковую пальму).

Одновременно гранат является одним из древнейших растений народной медицины стран Востока, Средиземноморья и Африки с очень широким спектром терапевтического действия (Левин, 1991б). Он входит в 32 из 56 групп фармакологического и терапевтического действия, относится к 14 из 17 фармако-терапевтических групп растений, применяется при лечении болезней, относящихся к 15 из 16 классов болезней по международной классификации. Гранат является поливитаминной культурой, обладающей уникальной способностью к синтезу широкого спектра биологически активных веществ. В настоящее время фитохимики, фармакологи и медики активно изучают (в частности, в Израиле) возможности использования веществ, содержащихся в гранате, для гормональной терапии (эстрогены), лечения разных форм рака (груди, простаты), лейкемии и других заболеваний, предохранения от ВИЧ-инфекции.

Культивируемый гранат ныне произрастает в большинстве стран субтропического и тропического климата 114 провинций, 33 областей, 6 флористических царств.

В имеющиеся представления о том, что гранат выращивается по земному шару широкой полосой от 41° с. ш. до 41° ю. ш., следует внести уточнения, различая северные границы промышленной культуры граната, границы возделывания его как плодовой культуры и ареал культуры граната в открытом грунте как декоративного растения (Левин, 1979).

Своеобразным решением продвижения промышленного возделывания граната к северу было появление в древности его укрывной культуры. Это позволило использовать термические ресурсы ряда оазисов Синьцзяна и Ирана, огромной территории Средней Азии, где в любительской культуре гранат достигает почти

46° с. ш. В Краснодарском крае гранат достигает почти 45° с. ш., в Крыму — 44°30′ с. ш., в Украине в любительской культуре — почти 50° с. ш.

В Западной Европе граница распространения декоративных форм граната доходит до 51—52° с. ш. В Англии плоды граната созревают редко, лишь под защитой стен, как и на европейском континенте, исключая юг Франции, где уже возможно его возделывание как промышленной плодовой культуры. В США гранат выращивается до 35° с. ш., повреждается он лишь в очень суровые зимы.

По нашей оценке, площадь культивируемого граната в мире достигает 90—100 тыс. гектаров, валовый сбор плодов — 0.8—1.0 млн т (17-е место в мире среди плодовых культур, а среди субтропических плодовых культур — 4-е после цитрусовых, маслины и инжира).

Гранат легко выходит из-под контроля и дичает в субтропических и тропических регионах Европы, Азии, Африки и Америки, превращаясь в агрестофит — заносное растение из других областей и антропофит — растение, входящее в местную флору благодаря человеку, проявляющее себя в новых районах как эксплерент. В основе случаев взрывного распространения граната при дичании на новых территориях могут лежать неполночленность его консорции и отсутствие конкуренции.

В традиционном плодоводстве регионов Средней Азии и Закавказья имели место случаи редоместикации граната — интродукции в культуру лучших, ранее одичавших, форм.

**Охрана вида.** Гранату как персистентному реликту вымирание вида в ходе эволюционных процессов в обозримом будущем, по-видимому, не грозит. В современную эпоху во многих районах его природного ареала гранат стал сокращающимся видом вследствие возрастающего антропогенного пресса (Левин, 1998). Под его влиянием происходят все усиливающиеся процессы уничтожения ценопопуляций (печальные примеры автор наблюдал в Азербайджане, Туркменистане, Киргизии), фрагментации ценопопуляций и превращения их в псевдопопуляции, неспособные к воспроизведению, и изоляты (микропопуляции, демы, локалитеты, микроскопления особей). В краевых (периферических) популяциях или мелких их частях создаются условия для катастрофического отбора под влиянием ухудшения условий внешней среды.

Участилось воздействие пожаров, постпирогенные демутации шибляка, в частности ценопопуляций граната, удлиняются периоды его диаспорического голода. В связи с быстрой потерей всхожести семян и относительно небольшой дальностью их разноса весьма ограничены возможности повторного заселения бывших экотопов граната в связи с постоянно ухудшающимися условиями среды, в частности в аридных регионах Средней Азии. Все эти явления приводят к сокращению внутривидового разнообразия вида.

Ряд уцелевших небольших по площади и численности растений ценопопуляций граната на территории стран Закавказья и Средней Азии был включен в недавнем прошлом в состав немногих заповедников (8 — в Закавказье и 3 — в Средней Азии). Для сохранения генетического разнообразия вида минимальная площадь резервата граната должна достигать 300—500 гектаров, чему соответствовала бы, например, диспергированная площадь гранатников ЮЗК (при давно обсуждавшейся необходимости создания биосферного заповедника в этом регионе).

В настоящее время возрастной состав граната в ценопопуляциях ЮЗК имеет правостороннюю асимметрию. Продолжающееся прямое антропогенное воздействие на гранатники в этом регионе приводит к сокращению площади и числа ценопопуляций (примерно вдвое за минувшие 70 лет — «период полураспада» вида в регионе, при таких темпах через следующие 70 лет гранат может исчезнуть почти полностью).

Опосредованное антропогенное воздействие (за счет изменения биотопов, ухудшения гидрогеологического режима вследствие исчезновения лесов на склонах, перевыпаса скота, продолжающейся склоновой эрозии и т. д.) приводит к ухудшению состояния сохранившихся ценопопуляций граната, их синантропизации.

Гранатники ЮЗК можно отнести сейчас к маргинальным, сокращающимся, реликтовым, раритетным сообществам, в разной степени испытывающим антропогенный пресс: немногим фоновым (почти ненарушенным), буферным (средней нарушенности), импактным (испытывающим сильное воздействие). В отдельных немногих ценопопуляциях граната ЮЗК экологические условия близки к оптимальным, о чем можно судить по величине урожаев, в благоприятные годы близких к верхним пределам биологических возможностей вида.

**Генетические ресурсы. Генбанки.** Генетические ресурсы граната распределяются по его культурному ареалу неравномерно. Выделены первичный (Средневосточный), вторичные (Средиземноморский и Восточноазиатский) и третичные (Американский и Южноафриканский) мегацентры происхождения и разнообразия граната, а внутри них — 13 макроцентров (Малоазиатский, Ирано-Афганский, Закавказский, Среднеазиатский, Индо-Пакистанский, Ближневосточный, Североафриканский, Пиренейский, Балканский, Китайский, Японский, Североамериканский, Латиноамериканский) и ряд микроцентров (Левин, 1982). Многие из этих центров представляют большой интерес для интродукторов и селекционеров в связи с большим количеством имеющихся в них сортов граната народной селекции, обладающих разнообразными ценными для селекции признаками и свойствами.

В современную эпоху гранат привлек внимание селекционеров прежде всего в бывшем Советском Союзе. По инициативе акад. Н. И. Вавилова в начале 1930-х годов были созданы коллекции сортов и форм граната на Мардакянском отделении ВИР (Азербайджан) и в Кара-Кала на ТОС ВИР. В 1930—1980-х годах большой вклад в развитие пуникологии и в научную селекцию граната в Средней Азии, Закавказье и в Крыму (Ялта, Никитский ботанический сад) внесли Б. С. Розанов, А. Д. Стребкова, Н. К. Арендт, Н. И. Зактрегер, Э. А. Габриэлян-Бекетовская, О. П. Кульков, А. Г. Прусс и др.

Были выделены в коллекциях сортов и форм граната источники ценных для селекции признаков и свойств, выведено большое число новых сортов, в том числе мягкосеменных, с детерминированным ростом (более пригодных для зоны укрывного гранатоводства), сладкого и кисло-сладкого вкуса и т. д. Была поставлена задача выведения сортов интенсивного типа. Позднее создание коллекций сортов граната и селекционная работа с ним начались за рубежом (США, Индия, Иран, Турция и др.).

В плане реализации стратегии сохранения внутривидового разнообразия дикорастущего и культивируемого граната в крупнейший генбанк граната (ка́к синтетическую полиморфную популяцию) на ТОС ВИР в течение 1960—1990-х годов привлекались сорта из различных стран и образцы из ценопопуляций стран Закавказья и Средней Азии; последние составляли 9 % от численности коллекции (Levin, 1994; Левин, 1995в).

Была разработана методика криоконсервации семян граната, полученных от самоопыления, позволявшая получать семенное потомство, наследующее морфофизиологические признаки и свойства исходных образцов (Левин, 1991в). Первые образцы этих семян были размещены в криобанке Института биофизики Биологического центра РАН в Пущине (Московская обл.) в конце 1980-х годов.

Часть лучших и перспективных сортов и форм культивируемого граната была в течение 1964—2000 гг. передана ТОС ВИР в генбанки и коллекции 50 научно-исследовательских учреждений 17 стран (США, Израиль, Индия, Украина, Узбекистан, Таджикистан и др.).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

*Косенко В. Н.* Палиноморфология представителей семейства *Punicaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 39—41.

*Левин Г. М.* Жизненные формы граната в Туркмении // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1976. № 5. С. 33—35.

*Левин Г. М.* Изменчивость дикого граната Западного Копетдага // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1977. № 5. С. 40—45.

*Левин Г. М.* Биология цветения граната в Туркменистане // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1978а. № 5. С. 31—38.

*Левин Г. М.* Особенности плодоношения граната в Юго-Западном Туркменистане // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1978б. № 6. С. 34—41.

*Левин Г. М.* Культура граната за рубежом // Субтропические культуры. 1979. № 6.

*Левин Г. М.* Материалы к познанию семейства *Punicaceae* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 427—430.

*Левин Г. М.* Материалы к познанию онтогенеза граната // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1981а. № 1. С. 59—64.

*Левин Г. М.* Дикий гранат в Туркменистане // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1981б. № 2. С. 60—64.

*Левин Г. М.* Биологические особенности граната // Мировые растительные ресурсы в Средней Азии. Ташкент, 1981в. Вып. 8. С. 179—185.

*Левин Г. М.* Центры генетического разнообразия граната // Мировые растительные ресурсы в Средней Азии. Ташкент, 1982а. Вып. 9. С. 105—109.

*Левин Г. М.* Материалы к познанию эволюции семейства *Punicaceae* // Бот. журн. 1982б. Т. 67. № 5. С. 610—617.

*Левин Г. М.* Дикий гранат Копетдага как источник ценных для селекции признаков и свойств // Растительность и животный мир Западного Копетдага. Ашхабад, 1985а. С. 61—77.

*Левин Г. М.* Гранат (*Punica granatum* L.) // Красная книга Туркменской ССР. Ашхабад, 1985б. С. 382—383.

*Левин Г. М.* Семенное размножение граната // Агропромышленный комплекс Туркменистана. 1988. № 11. С. 30.

*Левин Г. М.* Задачи консервации генетических ресурсов плодовых Средней Азии // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1989. № 6. С. 3—8.

*Левин Г. М.* Индуцированный мутагенез граната // Достижения науки — в практику. М., 1990. С. 126—128.

*Левин Г. М.* Внутривидовая классификация граната // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1991а. № 5. С. 33—37.

*Левин Г. М.* Исследование генофонда граната // Мобилизация, изучение и использование генетических ресурсов растений. Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и селекции. Л., 1991б. Т. 140. С. 111—118.

*Левин Г. М.* Материалы к методике селекции граната // Использование мировых коллекций растительных ресурсов для создания сортов интенсивного типа в условиях Средней Азии. Ташкент, 1991в. С. 140—147.

*Левин Г. М.* М. Г. Попов и современная пуникология // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1992. № 4. С. 8—13.

*Левин Г. М.* Итоги изучения граната в Туркменистане (1964—1993 гг.). Сообщ. 1 // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1993. № 5. С. 11—15.

*Левин Г. М.* Итоги изучения граната в Туркменистане (1964—1993 гг.). Сообщ. 2 // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1995а. № 2. С. 63—69.

*Левин Г. М.* Итоги изучения граната в Туркменистане (1964—1993 гг.). Сообщ. 3 // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1995б. № 6. С. 111—117.

*Левин Г. М.* Генофонд граната в Туркменистане // Проблемы освоения пустынь. 1995в. № 3. С. 77—81.

*Левин Г. М.* Сорта граната: устойчивые, лежкие // Сельское хозяйство Туркменистана. 1996. № 1. С. 27—28.

*Левин Г. М.* Гранат: монотипный род как система // Краткое содержание докладов научной конференции «Линнеевский вид как система». Ашгабат, 1997. С. 15—18.

*Левин Г. М.* Вопросы сохранения дикого граната в Туркменистане // Проблемы освоения пустынь. 1998. № 3. С. 32—39.

*Левин Г. М.* Гранат обыкновенный // Красная книга Туркменистана. Изд. 2-е. Ашхабад, 1999. Т. 2. С. 148—149.

*Левин Г. М.* Экология граната в Туркменистане // Проблемы освоения пустынь. 2001. № 1. С. 11—14.

*Левин Г. М.* Гранат в Красной книге Туркменистана // Проблемы освоения пустынь. 2003. № 3. С. 53—56.

*Левин Г. М., Соколова Е. А.* Материалы к изучению *Punica protopunica* Balf. f. (*Punicaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 998—1005.

*Левин Г. М., Куваев В. Б., Белоусова Л. С., Сафаров И. С.* Гранат обыкновенный // Красная книга СССР. Изд. 2-е. М., 1984. Т. 2. С. 341—342.

*Майр* Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.

*Марков К. К.* Четыре острова в океане // Природа. 1968. № 5. С. 62—69.

*Розанов Б. С.* Культура граната в СССР. Сталинабад, 1961. 223 с.

*Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л., 1948. 526 с.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

*Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

*Трифонова В. И.* Семейство гранатовые (*Punicaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. С. 210—211.

*Хаин В. Е.* Гондвана — исчезнувший суперконтинент // Природа. 1989. № 6. С. 36—45.

*Levin G. M.* Pomegranate (*Punica granatum* L.) plant genetic resources in Turkmenistan // Plant Genetic Resources News. 1994. N 97. P. 31—36.

*Levin G. M., Kulenkamp F., Borisenko V., Franke G.* Biologisch-morphologische und okologische Besonderheiten des Granatapfels (*Punica granatum* L.) // Beitrage zur tropischer Land-wirtschaft und Veterinarmedizin, 1985, Jahrgang, 23, Heft. 3. S. 245—255.

## SUMMARY

Materials are stated of studying a pomegranate: its range, habitats and coenoses, migration and settling, dissemination and renewal, ecology, rhythmicity, populations, intraspecific classification, mutagenesis, life forms, morphology, embryology, ontogeny, biochemical features, domestication, culture and wilderment, species preservation.

УДК 582.842.2

© В. В. Никитин

# ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

V. V. NIKITIN. HYBRIDIZATION IN THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vvn62@mail.ru

Поступила 30.12.2004
Окончательный вариант получен 05.05.2006

Обобщены обширные литературные данные и многолетние наблюдения автора по распространению гибридов в роде *Viola* L., рассматривается роль, которую играют естественные гибриды в природных и антропогенных сообществах, обсуждаются вопросы интрогрессии. Отмечено, что гибридизация занимает не последнее место в процессе видообразования у фиалок. Высказывается предположение о том, что *V. mirabilis* L. является видом гибридного происхождения. Описываются многообразие и полиморфизм гибридов. Даются практические рекомендации по определению гибридов для систематиков и флористов.

Ключевые слова: гибридизация, интрогрессия и видообразование, род *Viola* L.

Основная проблема, с которой сталкивается исследователь, пытающийся определять фиалки, состоит в том, что очень и очень многие образцы не «укладываются» в диагноз или характеристику, данную в ключе или описании таксона. Большей частью это связано с тем, что изучаемый образец имеет гибридное происхождение. Во «Флорах» и «Определителях» дается описание некого идеального образца, соответствующее тому, как понимает конкретный вид выполнявший обработку автор, а отнюдь не тому, что реально встречается в природе и присутствует в гербарных сборах. Это, однако, не является недостатком ключа или «Определителя», так как дать обработку фиалок по-иному не представляется возможным. Гибриды занимают промежуточное положение между родительскими видами, их включение в определительную таблицу существенно затруднило бы ее построение и сделало бы ключ очень громоздким и неработающим. Кроме того, гибридные образцы, как правило, имеют весьма нечетко обозначенные признаки. В одном случае они уклоняются в сторону одного из родителей, в другом — в сторону другого, а в третьем — возможно появление анцестрального признака, отсутствующего у обоих родителей и других близких видов, но встречающегося в других родах семейства.

Поэтому возникла необходимость изложить результаты наших наблюдений за гибридами фиалок, полученные за более чем 20-летний период работы по изучению этого рода.

В исследованиях гибридизации у фиалок можно выделить несколько различных подходов, делящихся на две группы. Первую группу составляют **описательно-морфологические методы** исследований, включающие морфолого-таксономическое, палинологическое и цитологическое направления. Вторую группу образуют **исследования функционально-поведенческого** плана. В них гибриды фиалок изучаются с точки зрения теории вида, видообразования, генетики и динамики популяций. Сюда входят работы, затрагивающие рассмотрение изолирующих механизмов, геномный анализ и исследования по интрогрессии в природных популяциях фиалок. При этом очень часто в одной и той же работе гибриды и гибридизация рассматриваются с разных точек зрения.

В течение долгого времени в изучении гибридизации у фиалок имел место **описательный морфолого-таксономический подход**, восходящий к трудам H. G. L. Reichenbach (1829, 1838—1839), D. A. Godron (1844) и F. J. Ruprecht (1845). Поток подобных работ многократно усилился в публикациях целого ряда исследователей конца XIX—начала XX в. Можно выделить труды J. Wiesbaur (1874, 1877, 1880, 1883, 1886), V. Borbás (1890a—c), W. Becker (1902a, b; 1903; 1906a, b; 1908; 1910a, b, c; 1914a, b; 1916; 1922; 1924; 1925; 1927a, b) — монографа рода. Содержание этих работ состоит в том, что исследователи рода, заметив, что некоторые образцы не вполне удовлетворяют признакам ни одного из двух, как правило, довольно близких и морфологически сходных видов, а занимают промежуточное положение между ними, стали фиксировать свои наблюдения описаниями новых гибридных таксонов.

Второй, появившийся несколько позднее, подход, применяемый для идентификации гибридов, сводился к исследованиям морфологии пыльцевых зерен образцов, предположительно имеющих гибридное происхождение. **Палинологический метод** применялся в работах K.-R. J. Kupffer (1903a, b), H. Melchior (1925), С. В. Юзепчука (1949), М. В. Клокова (1949), A. Pettet (1964b) и др. Отмечалось, что процент нормально развитых пыльцевых зерен у гибридов существенно ниже, чем в у негибридных особей. Этот признак предлагалось использовать для определения гибридной природы изучаемых образцов.

В детальной работе, выполненной A. Bethke еще в 1882 г., показано, что в составе пыльцы гибридов дефектные зерна составляют от 80.1 до 99.2 % от общего числа пыльцевых зерен. У «чистых» видов они составляют лишь 0.75—9.44 %. Очень важно, что, согласно Bethke (1882), процент нежизнеспособной пыльцы различен не только у гибридов между разными видами, но и у разных образцов гибрида между одной и той же парой видов.

Очень большое число работ посвящено изучению **цитологии гибридов** в роде *Viola* (Kristoferson, 1914, 1923; Clausen, 1921, 1922, 1924, 1926, 1927, 1931a, b; Gershoy, 1928; Bamford, Gershoy, 1930; Bold, Gershoy, 1934; Fothergill, 1938, 1939, 1941; Dodd, Gershoy, 1943; Moore, Harvey, 1961; Pettet, 1964a, b, 1965; Sorsa, 1965; Harvey, 1966; Kuta, 1978, 1981, 1990a, b; Brandrud, Borgen, 1986). В них было показано, что у гибридов фиалок обычно наблюдаются различного рода нарушения и нерегулярности в поведении хромосом в мейозе. Часто некоторые хромосомы неспособны спариваться и остаются унивалентами, другие же, наоборот, слипаются по несколько и образуют поливаленты. Нередко конъюгация спаривающихся хромосом оказывается лишь частичной, происходят разрывы хромосом, образуются очень короткие так называемые В-хромосомы и внеядерные тельца («extranuclear bodies»). Степень выраженности этих отклонений от нормального поведения хромосом различна в разных парах скрещивающихся видов и у разных гибридогенных особей, полученных от скрещивания одной или нескольких пар особей одних и тех же родительских видов. Поэтому неудача попытки скрещивания каких-либо двух конкретных особей не может служить доказательством принципиальной нескрещиваемости видов, к которым они относятся.

Кроме того, у фиалок нарушения в поведении хромосом в мейозе неравнозначны появлению неполноценного гибридного потомства или полному его отсутствию.

В цитированных выше работах цитологов было показано, что потеря или приобретение гибридом одной или нескольких хромосом не исключает появления стерильного и вегетативно-подвижного или даже более или менее фертильного гибрида, который может стабилизироваться с новым числом хромосом или вернуться к прежнему числу путем возвратных скрещиваний с одним или обоими родительскими видами. Вероятным следствием этой особенности фиалок является то, что для некоторых групп рода (например, для подрода *Melanium*) характерно несколько основных чисел хромосом (см. также: Никитин, 1998). Таким образом, несмотря на в большей или меньшей степени нерегулярное поведение хромосом, гибридный генотип довольно часто оказывается жизнеспособным. Степень жизнеспособности генотипа, а следовательно, и фенотипа, может быть самой разной. Можно было бы попытаться дать классификацию гибридов в зависимости от их фертильности и жизнеспособности, однако переход от совершенно нежизнеспособных гибридов к вполне фертильным гибридогенным видам происходит столь плавно и постепенно, что любая предложенная систематизация не сможет отразить реально существующего разнообразия.

Рассмотрение публикаций второй, **функционально-поведенческой, группы**, в которых явление гибридизации у фиалок рассматривается с точки зрения теории вида и видообразования, начнем с работ, посвященных анализу могущих существовать **изолирующих механизмов**. Изолирующие механизмы традиционно делятся на две группы: определяемые внешними факторами (условиями среды, совместным или раздельным произрастанием, фенологическими различиями и т. п.) и определяемые генетическими причинами (совместимостью или несовместимостью геномов).

Изолирующие механизмы, определяемые внешними факторами, исследовались в работе A. Veerman и J. Zon (1976, цит. по: P. Kakes, 1977). Они установили, что шмели, опыляющие цветки фиалок подрода *Melanium*, переносят пыльцу лишь на небольшое расстояние. Однако, как явствует из дальнейшего обсуждения статьи Veerman и Zon (1965) в работе Kakes (1977), как небольшое оценивается расстояние в 1300 м. Судя же по нашим наблюдениям за естественными гибридами фиалок, это расстояние обычно существенно меньше. Так как фиалки имеют весьма обширные ареалы и очень широкую экологическую амплитуду, в одном биотопе, как правило, встречается несколько видов, которые могут гибридизировать. Фактор территориального разделения родительских видов может играть роль изолирующего механизма в горных биоценозах. В горах Сибири и Средней Азии, в Крыму и на Кавказе, а также, по-видимому, в Карпатах и Кодрах виды фиалок разделены не только экологическими условиями существования, но и высотной зональностью. Поэтому в одном биотопе, как правило, встречается лишь один вид. Если же таких видов несколько, то они, как правило, относятся к различным, систематически далеким группам рода, и препятствием для скрещивания служат уже не внешние, а внутренние, генетические предпосылки, несовместимость геномов произрастающих поблизости видов. В силу этих причин число гибридов фиалок, например в горном Крыму и на Кавказе, существенно, на 1—2 порядка, меньше, чем в равнинных районах Восточной Европы.[1] В настоящее время малую встречаемость гибридов фиалок в горных биоценозах можно рассматривать как доказанный природный феномен, наиболее вероятным объяснением которого является приуроченность потенциальных партнеров для скрещивания к различным высотным поясам.

---

[1] На эту особенность флоры Кавказа обращал внимание еще К.-Р. Ю. Купффер (1909), выполнивший монографическую обработку рода в издании Н. И. Кузнецова «Flora Caucasica critica», что уже отмечалось нами ранее (Никитин, 1998).

Особенно же легко происходит гибридизация в нарушенных биотопах, вдоль дорог по полосам отчуждения, в лесах и на лугах, сильно потравленных скотом и т. д. Этому, по-видимому, есть две причины. Во-первых, на свободные нарушенные участки могут легко мигрировать виды из соседних ненарушенных биотопов с различной экологией. Это приводит к тому, что в одном нарушенном местообитании произрастает большее число видов фиалок. Во-вторых, гибридные особи в нарушенном ценозе оказываются более устойчивыми, так как не испытывают столь жесткого давления, какое оказывается на них со стороны устоявшегося растительного сообщества.

Второй внешней причиной, которая могла бы ограничивать естественную гибридизацию у фиалок, является фенология потенциальных брачных партнеров, так как разные виды рода *Viola* цветут не одновременно. Но и фенологические различия обычно не создают непреодолимого барьера для скрещиваний между представителями рода *Viola*. Наши наблюдения за цветением фиалок в природе, а также более точно документированные сведения о цветении некоторых видов, содержащихся в работах D. Valentine (1950), A. Beattie (1969) и E. Kuta (1978), свидетельствуют о том, что период цветения одного вида фиалок длится от 2 недель до месяца. В подавляющем большинстве случаев начало цветения одного вида совпадает с серединой или концом цветения другого. Поэтому возможны скрещивания между сильно различающимися по фенофазам видами.

И наконец, еще один внешний фактор, определяющий возможность скрещиваний между видами, заключается в наличии общих опылителей, способных перенести пыльцу с цветков одного вида на цветки другого. Следует сказать, что на сегодняшний день этот вопрос изучен совершенно недостаточно. Однако, судя по имеющимся в литературе данным (Beattie, 1969), опыление у фиалок не является узкоспециализированным по отношению к насекомому-опылителю и осуществляется большим числом видов из разных групп насекомых.

**Функционально-поведенческие работы** по возможности и последствиям гибридизации у фиалок, определяемые генетически детерминированными изолирующими механизмами, можно разделить на два рода принципиально различных по типу объектов исследований.

В работах первого рода по так называемому **геномному анализу** объектом является геном, а целью исследования — установление геномного строения («genomic constitution»).

При изучении конъюгации хромосом в мейозе у искусственных гибридов фиалок из секции *Trigonocarpea*, в которой основное число хромосом $x = 10$, ряд авторов сфокусировал внимание на том, что преобладающее число бивалентов и унивалентов в метафазе первого деления кратно 10. Например, D. Moore и M. Harvey (1961) установили, что при гибридизации тетраплоидных *V. canina* и *V. riviniana* ($n = 20$) наиболее часто образуется 10 бивалентов и 20 унивалентов, а, например, при гибридизации субгексаплоидной *V. lactea* ($n = 29$) и тетраплоидной *V. canina* ($n = 20$) обычно формируется 20 бивалентов и 9 унивалентов и т. д. Кратное 10 число спарившихся (или не спарившихся) хромосом (геном) было условно обозначено прописными буквами латинского алфавита A, B, C и т. д. В ходе экспериментов по скрещиваниям устанавливалось геномное строение исследовавшихся видов. В приведенном выше примере геномное строение *V. riviniana* было обозначено как AB, а *V. canina* — как BC. Хромосомы общего для этих видов генома (B) конъюгируют и дают 10 бивалентов, а хромосомы разных геномов (A и C) не конъюгируют, не дают бивалентов, а дают 20 унивалентов. *V. lactea* имеет геномное строение BCD, и два ее генома (B и C), общие с геномом *V. canina*, образуют 20 бивалентов при гибридизации этих видов. Один геном (D) остается неспаренным.

Проведя 8 межвидовых скрещиваний между 6 европейскими видами секции *Trigonocarpea* (sub nom. subsect. *Rostratae*), Moore и Harvey (1961) пришли к выводу, что исследованные таксоны, по-видимому, находятся в отношениях родства в сетчатой модели («are seen to be related in reticulate pattern»), которые обусловлены комбинацией геномов посредством аллополиплоидии. D. Valentine (1962, 1976), обобщив результаты своих работ (Valentine, 1941, 1949, 1950) и исследований, предпринятых другими авторами (Moore, 1958, 1959; Moore, Harvey, 1961; Harvey, 1966) по гибридизации европейских и североамериканских фиалок, перенес этот вывод на всю секцию *Trigonocarpea.*

К работам второго рода относятся **исследования гибридизации популяций, интрогрессии и роли гибридизации в видообразовании** у фиалок. Они имеют особенно важное значение для понимания таксономии, жизненной стратегии и модели поведения фиалок.

Термин «интрогрессивная гибридизация» был введен E. Anderson и L. Hubrecht (1938) и детализирован на многих примерах в последующих работах Anderson (1948, 1949, 1953 etc.). Интрогрессия происходит в природных популяциях во многих группах животных и растений в тех случаях, когда в результате гибридизации двух обособленных видов, обусловленной нарушением изолирующих механизмов, образуется в большей или меньшей степени фертильный гибрид, могущий давать фертильное потомство при возвратных скрещиваниях с одним или обоими родительскими видами. В процессе интрогрессии гены из популяции одного вида проникают в генофонд популяции другого, меняя изменчивость его морфологических признаков, экологических предпочтений и пр.

Возможным, но не обязательным результатом интрогрессивной гибридизации может явиться образование нового гибридогенного вида, обособленного от родителей генетически, экологически, фенологически, географически или каким-либо иным образом.

Согласно Anderson (1949, 1953), интрогрессия может изучаться и доказываться с морфолого-таксономических, генетических и эколого-географических позиций. Кроме того, ее существование подтверждается и иногда несколько сниженной фертильностью гибридогенных видов, и тем, что морфологические аналоги последних[2] могут быть получены искусственно при проведении скрещиваний и возвратных скрещиваний предполагаемых родительских видов.

Для подтверждения наличия интрогрессии большинство авторов использует специальные методы оценки морфологических признаков скрещивающихся видов. Наиболее обычно построение пиктограмм («pictorial scatter diagram») и диаграмм представленности признака. При построении пиктограммы по одной оси координат откладываются значения какого-либо одного диагностического признака, а по другой — другого. Если исследуемые виды не гибридизируют, то значения, полученные по изучаемым параметрам для одного вида, ложатся в координатной плоскости близко друг к другу, в стороне от значений, характерных для другого вида. В случае же интрогрессивной гибридизации значения соотношения параметров у некоторых образцов одного вида оказываются лежащими среди значений другого вида. При построении диаграмм представленности признака по одной оси координат откладываются значения какого-либо признака, а по другой — число особей, у которых он принимает это значение. Если виды не гибридизируют, построенные одновершинные кривые имеют два дискретных пика и не перекрываются или почти не перекрываются. Если при суммировании значений признака для двух видов удается построить общую кривую, она имеет седловидную форму, а ее пики соответствуют максимумам особей каждого из двух исследуемых видов. Если же наблюдается интрогрессия, полученные кривые налегают друг на друга на значительном протяжении и при суммировании значений данного параметра для обоих видов вновь получается одновершинная кривая.

---

[2] Искусственный гибрид, морфологически неотличимый от природного гибрида, не идентичен ему, так как он не имеет обособленной эколого-географической ниши и не приспособлен к существованию в естественных сообществах (Розанова, 1946; Завадский, 1968; Грант, 1984).

Довольно часто признаки популяций представляются в форме так называемого гибридизационного индекса. Для его вычисления производится оценка признаков, по которым возможно разграничение двух видов. Всем признакам, характерным для одного вида, присваивается значение 0. Признакам другого вида дается значение, отличное от нуля, например 2, или, в том случае, если исследователь придает разным признакам различную диагностическую ценность, — несколько различных значений (1, 2, 3 и т. д.). Сумма оценок по всем признакам (гибридизационный индекс) при изучении не гибридизирующих видов для одного вида будет близка к нулю, а для другого — к максимально возможной сумме всех оценок. Если же исследуются интрогрессирующие виды, то гибридизационный индекс находится в пределах от нуля до максимально возможной суммы для каждого из гибридизирующих видов.

Иногда при оценке характера гибридизации у фиалок строятся так называемые стандартные циклические многоугольники («standard cyclic polygons»), дистанционные диаграммы Велльса («Wells's distance diagram») (Wells, 1980), проводится основной координатный анализ («principal coordinate analysis») по J. Gower (1966, 1967, 1971) и др.

Некоторые же авторы довольствуются лишь общими наблюдениями за морфологией родительских видов и гибридов и не подкрепляют их статистическими выкладками.

С точки зрения существования интрогрессивной гибридизации у *Viola* изучены представители секций *Plagiostigma*, *Borealiamericanae*, *Trigonocarpea* и *Melanium*.

Интрогрессия между различными видами секции ***Plagiostigma*** показана в работах E. Anderson (1954), N. Russell (1954), M. Sorsa (1965), K. Brandrud и L. Borgen (1986) и E. Kuta (1990a, b).

Anderson (1954) исследовал популяцию североамериканской *V. pallens*. В этой популяции наряду с типичными образцами этого вида, составляющими меньшую часть популяции, он обнаружил образцы, уклоняющиеся в сторону *V. blanda* и *V. incognuta*, и интерпретировал это как интрогрессию генов этих видов в генофонд *V. pallens*. Для обоснования своего вывода Anderson построил диаграммы разброса признаков в исследуемой популяции.

N. Russell (1954) рассмотрел три случая гибридизации североамериканских белоцветковых фиалок из секции *Plagiostigma*. В первом случае в двух изученных популяциях совместно произрастали *V. pallens* и *V. lanceolata*, во втором — в трех популяциях — *V. blanda* и *V. incognuta*, а в третьем — в одной популяции — *V. incognuta*, *V. pallens* и *V. renifolia*. Построив диаграммы разброса и диаграммы представленности морфологических признаков, Russell (1954) показал, что во всех случаях происходит интрогрессия генов одного вида в генофонд другого, причем в последнем случае наблюдаются все возможные варианты.

Были изучены и европейские виды секции *Plagiostigma* — *V. epipsila* и *V. palustris* (Sorsa, 1965, 1968; Brandrud, Borgen, 1986, Kuta, 1990a, b). M. Sorsa (1965) исследовала цитологию и морфологию представителей 54 природных популяций из Финляндии. Она установила, что лишь в немногих из них имеются «чистые», негибридные формы. В большей же части изученных популяций наблюдаются отклонения в числе хромосом и в признаках морфологического строения. Согласно Sorsa (1965), наиболее обычны популяции, образцы из которых имеют гибридный генотип и фенотип, более близкий к фенотипу *V. palustris*. Чтобы подтвердить последнее, она построила пиктограммы признаков расположения прицветничков на цветоножках, опушения нижней поверхности листовой пластинки, числа листьев в розетке, наличия или отсутствия заостренной верхушки листа и размеров листовой пластинки «чистых» и гибридных популяций *V. epipsila* и *V. palustris*. Из этих диаграмм видно, что признаки родительских видов по-разному сочетаются в разных популяциях и у разных особей одной популяции. Приведенный Sorsa (1965) фактический материал однозначно указывает на интрогрессию генов *V. epipsila* в генофонд *V. palustris*.

K. Brandrud и L. Borgen (1986), исследуя образцы тех же самых видов из юго-восточной Норвегии, пришли к выводам, принципиально отличным от выводов Sorsa (1965). 30 исследованных ими популяций четко разделились на три группы: 1) чистая, фертильная *V. epipsila* (2n = 24); 2) чистая, фертильная *V. palustris* (2n = 48); 3) стерильный гибрид *V. epipsila* × *V. palustris* (2n = 36). Несмотря на то что Brandrud и Borgen (1986) пытались выявить интрогрессию путем вычисления гибридизационного индекса, построения дистанционной диаграммы Веллься и проводя основной координатный анализ по Gower, им не удалось обнаружить проникновения генов одного вида в генофонд популяции другого. Не было также отмечено полностью или частично фертильных гибридов, образующихся от скрещивания стерильного гибрида $F_1$ с каким-либо из родительских видов. Обратим внимание и на одно интересное заключение, сделанное этими авторами. Согласно Brandrud и Borgen (1986), *V. epipsila* преимущественно распространена на богатых гумусом почвах со значением pH около 6, *V. palustris* — на более бедных и более кислых почвах с pH = 5, а гибрид — на почвах с промежуточными характеристиками.

E. Kuta (1990a, b) изучила 34 популяции *V. epipsila*, *V. palustris* и их гибрида из Польши. Она констатировала наличие интрогрессии в этой группе на основании сопоставления цитоэмбриологических и макроморфологических признаков родительских видов и гибрида и предложила гипотетическую модель возникновения фертильных тетраплоидных гибридов путем гибридизации и последующих обратных скрещиваний с одним или обоими родительскими видами. Для оценки существования интрогрессии по морфологическим признакам ею были построены пиктограммы по многим диагностическим признакам. В пользу существования интрогрессии, по мнению Kuta, говорит и то, что у достаточно высоко фертильных гибридов нарушения в гаметогенезе и поведении хромосом в мейозе, как правило, отсутствуют или незначительны.

Секция ***Borealiamericanae*** выделяется даже среди фиалок, у которых гибридизация не редкость, той необычайной легкостью, с которой ее виды образуют фертильные естественные гибриды. Например, E. Brainerd (1924) указал, что в этой секции, насчитывающей 28—30 видов, существует как минимум 73 природных фертильных гибрида.

Специальные исследования с целью выявления интрогрессии в этой группе были предприняты N. Russell (1955, 1956), N. Russell и A. Risser (1960), L. McKinney и K. Blum (1981) и другими авторами.

Например, Russel (1955) исследовал гибридизацию в 32 популяциях *V. cuculata* и *V. septentrionalis*. Рассчитав гибридизационный индекс, он показал, что у этих видов существует интенсивная двухсторонняя интрогрессия: гены *V. cucullata* интрогрессируют в генофонд популяции *V. septentrionalis* и наоборот — гены *V. septentrionalis* — в генофонд популяции *V. cucullata*. Противоположная картина наблюдалась при исследовании гибридизации *V. pedatifida* с *V. papilionacea*, *V. nephrophilla*, *V. sororia* и *V. sagittata* (Russell, 1956). Во всех четырех случаях родительские виды и гибриды, судя по значениям, полученным для их гибридизационных индексов, образовывали по три морфологически дискретные группы, а постепенного вхождения генов одного вида в генофонд популяций другого не наблюдалось. Отсутствие интрогрессии в природных популяциях *V. pedatifida* Russell (1956) объясняет тем, что она относительно редко гибридизирует с другими видами, а образующиеся гибриды в значительной степени стерильны.

Сходные выводы получены и в других работах по изучению интрогрессии в этой секции.

Несколько работ посвящено изучению интрогрессии между видами секции ***Trigonocarpea***. Так, D. Moore (1958, 1959) исследовал естественную гибридизацию между *V. lactea* и *V. riviniana*, а также *V. lactea* и *V. canina*. Кроме того, им были получены искусственные гибриды между этими видами и проведено сравнение искусственных и естественных гибридов. Было установлено, что искусственные и естественные гибриды сходны по морфологии, степени фертильности и поведению хромосом в мейозе. Это мощные растения с ярко выраженным гетерозисом и интенсивным вегетативным возобновлением. Гибридные особи *V. lactea* × *V. riviniana*, согласно Moore (1958, 1959), высоко стерильны — в большинстве случаев у них даже не начинается формирование коробочек. Тем не менее этот гибрид широко распространен в природе, так как родительские виды произрастают в сходных экологических условиях.

Построив диаграммы представленности признаков и пиктограммы, Moore (1959), показал, что, несмотря на высокую стерильность, в смешанных популяциях наблюдается интрогрессия генов *V. riviniana* в генофонд популяции *V. lactea*, часть особей которой приобретает некоторые признаки гибрида *V. lactea* × *V. riviniana*. Наиболее заметным из них является становящееся более интенсивным вегетативное размножение *V. lactea*. Далее Moore (1959) высказывает предположение, что, возможно, эта особенность строения помогает *V. lactea*, интрогрессированной генами *V. lactea* × *V. riviniana*, выжить в нарушенных местообитаниях, что в случае достаточно продолжительного антропогенного воздействия может способствовать длительному существованию гибридной популяции и в отдаленной перспективе привести к формированию нового вида или подвида.

Гибрид *V. lactea* × *V. canina*, напротив, достаточно фертилен (Moore, 1958, 1959). Однако эти два вида занимают различные экологические ниши и обычно не произрастают совместно в естественных ценозах. В тех же редких случаях, когда они оказываются рядом, что иногда происходит в местообитаниях, нарушенных под воздействием человека, интрогрессии не происходит и в популяции выявляются 3 дискретные, неперекрывающиеся формы: *V. lactea*, *V. lactea* × *V. canina* и *V. canina*.

E. Kuta исследовала гибридизацию в смешанных популяциях *V. riviniana* и *V. silvestris* (=*V. reichenbachiana*), *V. riviniana* и *V. uliginosa* (Kuta, 1978) и *V. canina* и *V. riviniana* (Kuta, 1981). Она изучила интрогрессию генов в этих популяциях, построив пиктограммы и диаграммы представленности большого числа морфологических признаков. Картина, выявленная ею при изучении гибридизации *V. riviniana* и *V. canina* (Kuta, 1981), сходна с наблюдавшейся Moore (1958, 1959) у *V. lactea* × *V. riviniana*. Этот гибрид также мощно развит, достаточно вегетативно подвижен и высоко стерилен. У него, так же как у *V. lactea* × *V. riviniana*, несмотря на высокую стерильность, происходит проникновение признаков гибрида в генофонд популяций *V. canina*.

Гибрид же *V. riviniana* и *V. reichenbachiana* (sub nom. *V. silvestris*) (Kuta, 1978) в чем-то напоминает гибриды между видами секции *Plagiostigma*. Он достаточно фертилен, эффект гетерозиса слабо выражен, а при произрастании этих видов в смешанных популяциях наблюдается довольно сильная интрогрессия генов каждого из них в генофонд другого.

Гибрид *V. riviniana* × *V. uliginosa* (Kuta, 1978) очень редок, так как родительские виды занимают различные экологические ниши и редко произрастают поблизости. Он высоко стерилен и не дает возвратных скрещиваний ни с одним из родительских видов. Из-за этого в данном случае интрогрессия не наблюдается.

P. Kakes (1973, 1977) изучал естественную гибридизацию в небольших популяциях *V. calaminaria* (DC.) Lej. subsp. *westfalica* (Lej.) Ernst и *V. arvensis* из подрода ***Melanium***. Им были также получены искусственные гибриды между этими двумя видами и проведено сравнение естественных и искусственных гибридов. *V. calaminaria* subsp. *westfalica* — многолетний западноевропейский вид из родства *V. tricolor*, встречающийся лишь на почвах с повышенным содержанием свинца и цинка, в том числе и на заброшенных отвалах свинцовых и цинковых рудников, где он и изучался автором. Кроме того, этот вид произрастал и на лугу, по которому протекал ручей, берущий начало на цинковом руднике. На этом же лугу, а также на соседних лугах произрастала *V. arvensis*, не выживающая на почвах с чрезмерно большим содержанием цинка. *V. calaminaria* и *V. arvensis* интенсивно гибридизируют, причем гибриды предпочитают почвы, содержание Zn в которых промежуточное по сравнению с родительскими видами. Для изучения гибридизации были построены пиктограммы по большому количеству морфологических признаков и рассчитан гибридизационный индекс. На основании проведенных исследований был сделан вывод о том, что, несмотря на достаточно интенсивную гибридизацию, проникновения генов одного вида в генофонд другого, а следовательно и интрогрессии, не происходит, а *V. calaminaria* subsp. *westfalica*, *V. arvensis* и их гибриды образуют 3 дискретные, хорошо морфологически различимые группы. Искусственные гибриды мало чем отличаются от естественных. Фертильность и искусственных, и естественных гибридов существенно снижена.

Резюмируя все сказанное выше о гибридизации в роде *Viola* L., отметим что:

1) макроморфологические, палинологические и цитологические признаки не дают четкой границы между гибридными и не гибридными образцами;

2) отсутствуют и внешние (территориальная разобщенность родительских видов, особенности опыления, фенологические различия), и внутренние (несовместимость геномов) изолирующие механизмы, эффективно препятствующие гибридизации;

3) в природных популяциях в значительном числе случаев наблюдается интрогрессия, т. е. проникновение генов одного вида или гибрида в генофонд популяции другого.

## Многообразие гибридов и интрогрессия в роде *Viola*

Среди гибридов фиалок, которые представляют интерес для флориста или систематика, можно выделить несколько различных групп по степени стерильности, способу воспроизводства и в более широком значении — по стратегии жизни.

Наименее жизнеспособными, по-видимому, следует считать достаточно хорошо развитые, но не имеющие выраженного эффекта гетерозиса (гибридной мощности), долгоживущие гибридные растения, лишенные, однако, каких бы то ни было намеков на образование цветков. Они, хотя и встречаются в природе довольно редко, иногда все-таки попадают в сборы, вызывая большие затруднения при их определении даже у достаточно хорошо знакомых с родом исследователей. Основной причиной сложности их диагностики является то, что подобные гибриды образуются между систематически далекими, как правило, относящимися к разным секциям, видами. Из-за этого определяющий не может даже предположить саму возможность осуществления подобного скрещивания. Кроме того, у этих гибридов довольно часто появляются аберрантные, уродливые признаки, вроде несимметричных или сморщенных листовых пластинок или искривленных стеблей. Описанные признаки строения характерны, например, для *V.* × *karakulensis*, происходящей от гибридизации *V. collina* и *V. nemoralis*, а также для *V.* × *jurii* (=*V. collina* × *V. riviniana*), *V.* × *matschkasensis* subsp. *saburensis* (=*V. collina* × *V. mirabilis*), *V.* × *reschetnikovae* (=*V. riviniana* × *V. selkirkii*) и *V.* × *viatkensis* (=*V. canina* × *V. selkirkii*), описанных в наших предыдущих работах (Никитин, 2001, 2002, 2003).

Роль гибридов описанного выше типа в природных сообществах достаточно скромна. Воспроизводящиеся только благодаря вегетативному размножению, они, как правило, не могут долго выдерживать конкуренцию и относительно долго существуют только в антропогенных и нарушенных сообществах.

Гибриды, подобные *V. neglecta* (=*V. nemoralis* × *V. riviniana*), *V. igoshinae* (=*V. mauritii* × *V. nemoralis*), *V. korzchiskii* (=*V. nemoralis* × *V. tanaitica*) или *V. baltica* (=*V. canina* × *V. riviniana*), гораздо более жизнеспособны. Они представляют собой мощные, интенсивно вегетативно размножающиеся, пышно цветущие, стерильные растения, могущие служить прекрасным образцом, иллюстрирующим проявление эффекта гетерозиса. Их размеры и объем биомассы на единицу заселенной площади в 1.5—2 и более раз выше, чем у любого из родительских видов. Характерной особенностью большинства подобных гибридов является также образование ими пазушных 2—9-цветковых дихазиальных или кистевидных соцветий. Эту особенность мы рассматриваем как проявление принципа коррелятивной реверсии (Тахтаджян, 1941). У гибридов появляются признаки, отсутствующие у родительских видов и являющиеся признаками предковых форм, появляющимися при разбалансировке генотипа.

Подобные гибриды ведут себя достаточно агрессивно и активно отвоевывают жизненное пространство у конкурирующих видов, иногда образуя большие, до 80—100 м$^2$, куртины плотно сомкнутых стеблей. Они сохраняются в природе достаточно продолжительное время. С возрастом центр куртины (клона) начинает отмирать и она приобретает форму центробежно разрастающегося кольца (так называемые «ведьмины кольца»). В дальнейшем происходит партикуляция первоначально единого кольца на небольшие куртинки, образованные 15—60 стеблями, идущими от одного ветвящегося корневища. Центробежный характер разрастания и общая кольцевидная форма клона при этом сохраняются. Наиболее крупные и старые кольца достигают 150—200 м в диаметре. Отдельные куртинки, составляющие такое кольцо, располагаются на расстоянии 0.5—3 м друг от друга.

Помимо упомянутых выше гибридов сходные особенности строения и поведения могут быть характерны для *V. braunii* (=*V. canina* × *V. rupestris*), *V. villaquensis* (=*V. nemoralis* × *V. rupestris*), *V. klingeana* (=*V. nemoralis* × *V. uliginosa*), *V. matschkasensis* subsp. *matschkasensis* (=*V. collina* × *V. mirabilis*), *V. kupfferiana* (=*V. canina* × *V. uliginosa*), *V. mixta* (=*V. canina* × *V. reichenbachiana*), некоторых популяций *V. ritschliana* (=*V. canina* × *V. persicifolia*) и ряда других гибридов.

Следует также отметить, что в некоторых случаях эти гибриды не очень четко отграничены от родительских видов. Например, в одном местообитании наряду с *V. nemoralis*, *V. riviniana* и их гибридом *V. neglecta* могут встречаться и особи *V. nemoralis*, имеющие более широкие и несколько оттянуто заостренные на верхушке листовые пластинки, более крупные размеры и более интенсивное вегетативное размножение, чем характерные для чистой *V. nemoralis*. Существование таких особей, по-видимому, указывает на интрогрессию генов гибрида в генофонд популяции *V. nemoralis* . Как было показано выше, к настоящему времени выполнено достаточно большое число исследований, в которых доказывается наличие интрогрессии в разных группах рода *Viola*. Интрогрессия, по-видимому, характерна и для *V. schauloi* Vl. Nikit. (=*V. rupestris* var. *rupestris* × *V. sacchalinensis*).

Дальнейшее повышение жизнеспособности гибридов фиалок заключается в постепенном приобретении ими фертильности и способности к семенному размножению. В работах цитологов было показано, что это может быть достигнуто путем амфиполиплоидии (Dodd, Gershoy, 1943) и возвратных скрещиваний с родительскими видами.

У гибридов фиалок плодущими могут быть лишь клейстогамные, самоопыляющиеся цветки, а могут и клейстогамные и хазмогамные цветки. К таким гибридам относится большинство внутрисекционных гибридов между видами секции *Viola*, наиболее распространенными из которых являются *V. vindobonensis* (=*V. odorata* × *V. suavis*) и *V. interjecta* (=*V. collina* × *V. hirta*), а также *V. dubia* (=*V. reichenbachiana* × *V. riviniana* ) и некоторые гибридные популяции *V. ritschliana* (=*V. canina* × *V. persicifolia*) из секции *Trigonocarpea* и *V. ruprechtiana* (=*V. epipsila* × *V. palustris*) из секции *Plagiostigma*. Морфологически эти гибриды занимают промежуточное положение между родительскими видами, эффект гетерозиса выражен слабо или отсутствует, хазмогамные и клейстогамные цветки нормально развиты, а соцветия не образуются.

И наконец, некоторые гибриды, из которых упомянем прежде всего *V. contempta* (=*V. arvensis* × *V. tricolor*), некоторые популяции *V. ruprechtiana* (=*V. epipsila* × *V. palustris*), *V. epipala* (=*V. epipsiloides* × *V. achyrophora*) и *V. litoralis* (=*V. canina* × *V. nemoralis*) практически ничем неотличимы от «чистых» видов. Они совершенно фертильны — и хазмогамные, и клейстогамные цветки завязывают коробочки, в которых формируются жизнеспособные семена; эффект гетерозиса не выражен, и не наблюдается никаких аберрантных отклонений в их морфологическом строении и развитии. Полностью фертильными могут быть и некоторые популяции внутрисекционных гибридов между видами секции *Viola* (например, *V. vindobonensis*).

У гибридов этого типа также обычна интрогрессия. Например, группа *V. canina*—*V. nemoralis*, судя по всему, представляет собой сложный комплекс, образованный в различной степени интрогрессированными популяциями.

Роль частично или полностью фертильных гибридов в естественных сообществах также приближается к той роли, которую играют в ней «чистые» виды. Эти гибриды осваивают собственную экологическую нишу, как правило, промежуточную между нишами родительских видов, а иногда даже способны полностью вытеснить (или поглотить?) родителей на обширных территориях. Так, например, в Рязанской обл., в Окском государственном заповеднике и на примыкающей к нему территории охранной зоны заповедника в пойме р. Пры, на площади в несколько десятков квадратных километров распространена исключительно *V.* × *ruprechtiana*, тогда как ее родители — *V. epipsila* и *V. palustris* совершенно отсутствуют. Подобные гибриды уже были описаны в литературе по эволюции растений (Stebbins, 1951, 1959; Грант, 1984 и др.) как масса гибридов («hybrid swarms»), локально вытесняющая родительские виды.

На примере гибридизации между различными таксонами рода *Viola* можно видеть, что переход от полной стерильности к абсолютно фертильным гибридогенным видам осуществляется необычайно плавно и постепенно. Разные гибриды между одной парой видов и гибриды между разными видами имеют различную степень приспособленности к существованию в конкретном биотопе. Например, *V. ruprechtiana* (=*V. epipsila* × *V. palustris*) может быть совершенно стерильной и частично или полностью фертильной, причем интрогрессия генов гибрида в геном родительских видов может быть и выражена, и не выражена (Sorsa, 1965; Brandrud, Borgen, 1986; Kuta, 1990a, b). Нескончаемое разнообразие биотопов и многофакторный характер воздействия факторов окружающей среды, так же как и наличие многочисленных, пусть незначительных, различий в генотипах особей в пределах генофонда вида, приводит к тому, что степень фертильности гибридов бывает самой разной и различается порой лишь незначительными деталями.

По этим же причинам в результате случайного частичного совпадения, комплиментарности генотипов особей двух разных видов, оказавшихся, опять же случайно, в условиях среды, благоприятных для развития гибрида, иногда могут осуществляться совершенно неожиданные скрещивания, например межсекционные.

Остановимся еще на одном примере гибридизации в роде *Viola* L. Речь пойдет о *V. mirabilis*. Как известно, этот вид отличается своеобразными чертами строения, из которых наиболее примечательным является то, что его семенное размножение осуществляется практически исключительно семенами, образующимися в завязях самоопыляющихся клейстогамных цветков, тогда как перекрестноопыляющиеся хазмогамные цветки в подавляющем большинстве случаев оказываются бесплодными.

Наиболее удовлетворительным объяснением этого факта нам представляется предположение о том, что *V. mirabilis* является видом гибридного происхождения. В пользу этого можно привести ряд аргументов, наиболее значимым из которых как раз и является бесплодие хазмогамных цветков. Как было отмечено выше, довольно большое число настоящих, типичных гибридов фиалок имеет стерильные хазмогамные и в большей или меньшей степени фертильные клейстогамные цветки. Кроме того, *V. mirabilis* характеризуется и рядом других особенностей, не типичных для рода *Viola* в целом и для секции *Trigonocarpea*, к которой обычно причисляется этот вид, в частности. Так, ни у одного из известных нам видов рода, кроме *V. mirabilis*, не обнаружено остро-трехгранных стеблей и листьев, покрывающихся бурыми пятнами даже при самой быстрой и качественной сушке гербарного образца. Эти особенности *V. mirabilis* производят впечатление генетической аберрации, возможной, например, при удачной отдаленной гибридизации.

Ответить на вопрос о том, какие же виды могли бы быть родителями *V. mirabilis*, довольно трудно. Наиболее вероятным нам представляется, что этот вид произошел в результате межсекционного скрещивания каких-либо двух видов секций *Trigonocarpea* и *Viola*. Основания для этого утверждения следующие.

1. На поверхности семян *V. mirabilis* отмечен сетчатый рисунок, обычный у видов секции *Viola* и отсутствующий у видов секции *Trigonocarpea*.

2. Идиобласты в эпидерме листовой пластинки *V. mirabilis* окрашены менее интенсивно, чем у других видов секции *Trigonocarpea*, тогда как у видов секции *Viola* идиобластов в листовой пластинке не обнаружено.

3. По времени хазмогамного цветения *V. mirabilis* опережает все виды секции *Trigonocarpea* и приближается к секции *Viola*, куда относятся наиболее раннецветущие таксоны фиалок нашей флоры.

В настоящее время нам не представляется возможным высказать какие-либо более конкретные предположения о вероятных родителях *V. mirabilis*. Отметим также, что если эта гибридизация действительно имела место, то она должна была произойти достаточно давно, чтобы вид успел расселиться на обширной территории своего современного ареала, охватывающего всю умеренную зону Евразии.

Пример *V. mirabilis*, на наш взгляд, показывает, что гибридизация играет не последнюю роль в процессе видообразования у фиалок. Более того, она может привести к формированию не только видов, но и таксонов более высокого ранга (секций, подсекций).

Рассмотрев разные группы гибридов фиалок, дадим некоторые **практические советы по определению гибридов.**

Для того чтобы уверенно определять гибриды фиалок в пределах флоры какого-либо региона, прежде всего необходимо знать, какие «чистые» виды встречаются на исследуемой территории, и составить для себя представление об «идеальном образе» каждого негибридного вида. При достаточно обширных сборах доля образцов, хорошо укладывающихся в определительные таблицы, будет составлять порядка 60—80 % для равнинных территорий и 80—90 % для горных районов.

Оставшиеся образцы, не определяющиеся по ключу, практически наверняка представляют собой гибриды. При их определении полезно учитывать следующее.

1. Гибриды, как правило, занимают промежуточное положение между родительскими видами по морфологическим признакам.

2. У гибридов между видами разных подсекций секции *Trigonocarpea* обычно хорошо выражен гетерозис. В большинстве случаев они высоко стерильны, но способны к интенсивному вегетативному размножению и произрастают в природе четко выраженными клонами.

3. Эффект гетерозиса обычно не выражен у внутриподсекционных гибридов видов подсекций *Arosulatae* и *Rosulantes* секции *Trigonocarpea* и у внутрисекционных гибридов секций *Viola*, *Plagiostigma* и *Melanium* (*Novercula*). Эти гибриды, как правило, более или менее фертильны, но могут быть и стерильными.

4. Гибриды между видами из различных секций подрода *Viola* обычно стерильны, слабо развиты или недоразвиты, у них довольно часто наблюдаются уродливые несимметричные листовые пластинки и искривленные стебли.

5. Гибриды с участием *V. rupestris* subsp. *rupestris* характеризуются очень коротким опушением цветоножек, чашелистиков и черешков (всех этих органов или каких-либо из них).

6. Листовые пластинки гибридов с участием *V. mirabilis* при сушке покрываются бурыми пятнами, а чешуевидные листья, расположенные в основании их стеблей, довольно ярко окрашены в рыже-бурый цвет.

7. У очень многих стерильных гибридов наблюдаются аномально длинные цветоножки, в 2—4 раза превышающие длину кроющего листа.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49883, 05-04-48755) и Президентской программы поддержки ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4).

*Грант В.* Видообразование у растений. М., 1984. 528 с. (пер. с англ.).

*Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.

*Клоков М. В.* Пород 4. *Melanium* Kupffer // Флора СССР / Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров (ред.). М.; Л., 1949. Т. 15. С. 452—479, 683—689.

*Купффер К.-Р. Ю. Violae* Caucasi Tauriaeque // Flora Caucasica critica / N. Kusnezow, N. Busch, A. Fomin. 1909. Separatum E ex T. 3. № 9. P. 158—249.

*Никитин В. В.* Фиалки (*Viola* L. — *Violaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 1998. Т. 31. С. 202—231.

*Никитин В. В.* Новые таксоны рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 134—147.

*Никитин В. В.* Новые таксоны рода *Viola* L. (*Violaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 125—129.

*Никитин В. В.* Новые виды и гибриды рода *Viola* L. (*Violaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 135—146.

*Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л., 1946. 255 с.

*Тахтаджян А. Л.* Принцип коррелятивной реверсии и учение об уродствах у растений // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1941. № 2. Вып. 7. С. 57—61.

*Юзепчук С. В.* Сем. Фиалковые — *Violaceae* Juss. // Флора СССР / Б. К. Шишкин, Е. Г. Бобров (ред.). М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350—452, 681—683.

*Anderson E.* Hybridization of the habitat // Evolution. 1948. Vol. 2. N 1. P. 1—9.

*Anderson E.* Introgressive hybridization. New York, London, 1949. 109 p.

*Anderson E.* Introgressive hybridization // Biol. Reviews. 1953. Vol. 28. N 3. P. 280—307.

*Anderson E.* An Analysis of introgression in a population of Stemless White Violets // Ann. Missouri Bot. Gard. 1954. Vol. 41. N 2. P. 263—269.

*Anderson E., Hubrecht L.* The evidence for introgressive hybridization // Amer. Journ. Bot. 1938. Vol. 25. P. 325—348.

*Bamford R., Gershoy A.* Studies of North American Violets. II. The cytology of some sterile F Violet hybrids // Bull. Vermont Agric. Coll. 1930. N 325. P. 1—56. pl. I-XXII.

*Beattie A. J.* The floral biology of three species of *Viola* // New Phytol. 1969. Vol. 68. N 4. P. 1187—1201.

*Becker W.* Die Veilchen der bayrischen Flora... // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1902, a. Bd 8. Abt. 2. S. 249—281.

*Becker W.* Nachtrag Berichtigungen zu den *Violae* exciccatae. *Viola montana* × *pumila* und *Viola canina* × *montana* hybridae novae. Lief. I N 14 und N 18; Lief. II N 40 // Deutsche Bot. Monatsschr. 1902b. Jahrg. 20. N 6, 7, 8. S. 88—89.

*Becker W. Viola sieheana* W. Becker und *Viola montana* × *sieheana* W. Becker hybr. nov. // Mitt. Thuring. Bot. Ver. 1903. Heft. 18. S. 75—76.

*Becker W. Viola* Domburgensis f. hybr. nov. // Allg. Bot. Zeitschr. 1906a. Jahrg. 12. N 11. S. 169—170.

*Becker W. Viola jaccardii* = *Viola calcarata* × *cenisia* W. Becker hybr. nov. // Feddes Repert. 1906b. Bd 3. S. 132—133.

*Becker W. Viola nebrodensis* var. *pseudogracilis* × *splendida* W. Becker et Lacaita = *Viola lacaitaeana* W. Becker hybr. nov. // Malphigia. 1908. Vol. 22. P. 522—526.

*Becker W.* Die Violen der Schweiz, Zurich, Basel, Genf, Lyon, 1910a. [i]. VIII. 82 S. + 4 Taf.

*Becker W.* Violenstudien. II // Beih. Bot. Centralbl. 1910b. Bd 26. Abt. 2. H. 3. S. 1—44.

*Becker W. Violae* Europaeae. ...Dresden, 1910 c. 153 S.

*Becker W. Viola elatior* × *riviniana* W. Becker ined. = *Viola scharlockii* W. Becker ined. // Feddes Repert. 1914a. Bd 14. S. 9.

*Becker W. Viola elatior* Fr. × *sylvestris* (Lam. p. p.) Reichenb. hybr. nov. = *Viola medelii* W. Becker // Feddes Repert. 1914b. Bd 14. S. 10.

*Becker W. Violae* Asiaticae et Australensis. I // Beih. Bot. Centralbl. 1916. Bd 34. Abt. 2. S. 208—266.

*Becker W. Viola persicifolia* Roth × *rupestris* Schm. hybr. nov. = *Viola vilnaensis* // Feddes Repert. 1922. Bd 18. S. 477—478.

*Becker W.* Ein neuer Veilchen-Tripelbastard // Feddes Repert. 1924. Bd 20. S. 72—73.

*Becker W.* Zwei neue Bastarde der *Viola uliginosa* Bess. und *Viola elatior* × *riviniana* // Feddes Repert. 1925. Bd 21. S. 106—109.

*Becker W. Viola rupestris* × *uliginosa* // Feddes Repert. 1927a. Bd 24. S. 204.

*Becker W.* Ein neuer Veilchenbastard aus der Schweiz // Feddes Repert. 1927b. Bd 24. S. 205.

*Bethke A.* Ueber die Bastarde der Veilchen-Arten. Inagural-Dissertation zur Erlangung der Doctorwurde... Königsberg, 1882. 20 S.

*Bold H. C., Gerschoy A.* Studies in North American Violets IV. Chromosome relations and fertility in diploid and tetraploid species hybrids // Bull. Univ. Vermont Agric. Coll. 1934. N 378. P. 1—35.

*Borbás V.* Ordung. Violarien // W. D. J. Koch's Synopsis der deutschen und schweizer Flora. Aufl. 3. Leipzig, 1890a. Bd 1. Lief. 2. S. 161—226.

*Borbás V. Violarum* species Hungaricae novae // Magiar Nov. Lapok. 1890b. Kot. 13. S. 78—81.

*Borbás V.* Kahl- und behaartfructige Parallelformen der Veilchen aus der Gruppe «*Hypocarpeae*» // Österr. Bot. Zeitschr. 1890 c. Jahrg. 40. N 4. S. 166—168.

*Brandrud K. H., Borgen L. Viola epipsila, V. palustris* and their hybrid in SE Norway // Symb. Bot. Upsal. 1986. Vol. 27. N 2. P. 19—24.

*Clausen J.* Studies on the collective species *Viola tricolor* L. (Preliminary notes) // Bot. Tidsskr. 1921. Bind 37. Hefte 3. S. 205—221.

*Clausen J.* Studies on the collective species *Viola tricolor* L. II // Bot. Tidsskr. 1922. Bind 37. H. 5. S. 364—416.

*Clausen J.* Increase of chromosome numbers in *Viola* experimentally induced by crossing // Hereditas. 1924. Bd 5. S. 29—32.

*Clausen J.* Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. // Hereditas. 1926. Bd 8. S. 1—156.

*Clausen J.* Chromosome number and relationship of species in the genus *Viola* // Ann. Bot. (London). 1927. Vol. 41. N 164. P. 677—714.

*Clausen J. Viola canina* L., a cytologically irregular species // Hereditas. 1931a. Bd 15. S. 67—88.

*Clausen J.* Cyto-genetic and taxonomic investigations on *Melanium* Violets // Hereditas. 1931b. Bd 15. S. 219—308.

*Dodd J. D., Gershoy A.* Experiments in the grafting of species in the genus *Viola* // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 70. N 2. P. 91—103.

*Fothergill P. G.* Studies in *Viola* I. The cytology of a naturally occuring population of hybrids between *V. tricolor* L. and *V. lutea* Huds. // Genetica. 1938. Deel. 20. P. 159—186.

*Fothergill P. G.* Studies in *Viola* II. Some irregularities in natural *Viola* hybrids // Genetica. 1939. Deel. 21. P. 153—176.

*Fothergill P. G.* Studies in *Viola* III. An account of the inheritance of certain characters in the progeny of plants of a wild population of *Viola* hybrids // New Phytol. 1941. Vol. 40. N 2. P. 139—151.

*Gershoy A.* Studies in North American Violets I. General considerations // Bull. Univ. Vermont Agric Coll. 1928. N 279. P. 1—18.

*Godron D. A.* These de l'hybride... Nancy, 1844. 18 p.

*Harvey M. I.* Cytotaxonomic relationship between the European and North American Rostratae Violets // New Phytol. 1966. Vol. 65. N 4. P. 469—476.

*Kakes P.* Introgression in a small population of the zinck violet *Viola calaminaria* ssp. *westfalica* // Genetics. 1973. Vol. 74. Part 2. P. 130—131.

*Kakes P.* Geneological investigations on zinc plants. II. Introgression in a small population of the zinc violet *Viola calaminaria* ssp. *westfalica* (Lej.) Ernst // Acta Bot. Neerl. 1977. Vol. 26. N 5. P. 385—400.

*Kristoferson K. B.* Uber Bastarde zwischen elementaren species der *Viola tricolor* und *Viola arvensis* // Bot. Notis. 1914. Bd 1914. S. 25—31.

*Kristoferson K. B.* Crossings in *Melanium* Violets // Hereditas. 1923. Bd 4. S. 251—289.

*Kupffer K.-R. J.* Beschreibung dreier neuer Bastarde von *Viola* nebst Beitragen zur Systematik der Veilchen // Österr. Bot. Zeitschr. 1903a. Jahrg. 1903. N 4, 6, 8. S. 141—146, 231—239 und 324—332.

*Kupffer K.-R. J.* Tentamen systematis *Violarum* Florae Rossicae, ... // Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 1903b. T. 4. Вып. 3. P. 158—192 (на латинск. и русск.).

*Kuta E.* Cyto-embryological studies on the species of the *Viola* L. genus, *Nominium* Ging. section from the territory of Poland // Fragm. Fl. Geobot. 1978. Ann. 24. P. 1. P. 23—91 (на польск. с англ. рез.).

*Kuta E.* Further cyto-embryological studies on *Viola* L., section *Viola* L. // Acta Biol. Cracov. (Bot.). 1981. Vol. 23. P. 69—82.

*Kuta E.* Biosystematic studies on the genus *Viola* L., section *Plagiostigma* Godr. I. Karyological analysis of *V. epipsila* Ledeb., *V. palustris* and their hybrids from Poland // Acta Biol. Cracov. (Bot.). 1990b. Vol. 31. P. 29—44.

*Kuta E.* Biosystematic studies on the genus *Viola* L., section *Plagiostigma* Godr. II. Embryological analysis of *V. epipsila* Ledeb., *V. palustris* and their hybrids from Poland // Acta Biol. Cracov. (Bot.). 1990b. Vol. 31. P. 45—62.

*McKinney L. E., Blum K. E.* A Preliminary study of the polyspecies complex in *Viola* // Castanea. 1981. Vol. 46. N 4. P. 281—290.

*Melchior H.* Die phylogenetische Entwicklung der Violaceen und die natürlichen Verwandschftsverhaltnisse ihrer Gattungen // Feddes Repert. 1925. Bd 36. S. 83—125.

*Moore D. M. Viola lactea* Sm. (*V. lancifolia* Thore) // J. Ecol. 1958. Vol. 46. N 2. P. 527—535.

*Moore D. M.* Population studies on *Viola lactea* Sm. and its wild hybrids // Evolution. 1959. Vol. 13. N 3. P. 318—322.

*Moore D. M., Harvey M. J.* Cytogenetic relationship of *Viola lactea* and other West European Violets // New Phytol. 1961. Vol. 60. N 1. P. 85—95.

*Pettet A.* Studies on British pansies. I. Chromosome numbers and pollen assemblages // Watsonia. 1964a. Vol. 6. Pt. 1. P. 39—50.

*Pettet A.* Studies on British pansies. II. The status of some intermediates between *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* Murr. // Watsonia. 1964b. Vol. 6. Pt. 1. P. 51—69.

*Reichenbach H. G. L.* Iconographia botanica seu plantae criticae. ... Lipsiae, 1829. Vol. 7. 50 p. pl. 601—700.

*Reichenbach' H. G. L.* Icones florae germanicae et helveticae. Lipsiae, 1838—39. Vol. 3. 16 + 19 + 40 + 16 p.

*Ruprecht F. J.* In historian stirpium florae petropolitanae diatribae. St. Petersburg, 1845. 56 p.

*Russell N. H.* Three field studies of hybridization in the stemles white violets // Amer. J. Bot. 1954. Vol. 41. N 8. P. 679—686.

*Russell N. H.* Local introgression between *Viola cucullata* Ait. and *Viola septentrionalis* Greene // Evolution. 1955. Vol. 9. N 4. P. 436—440.

*Russell N. H.* Hybridization between *Viola pedatifida* and its relatives // Castanea. 1956. Vol. 21. N 4. P. 133—140.

*Russell N. H., Risser A. C.* The hybrid nature of *Viola emarginata* (Nuttal) Leconte // Brittonia. 1960. V. 12. N 4. P. 298—305.

*Sorsa M.* Hybridization of Palustres Violets in Finland // Ann. Acad. Sci. Fenn. (Ser. A. Biol.). 1965. N 86. P. 1—18.

*Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. New York, 1951. 643 p.

*Stebbins G. L.* The role of hybridization in evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 1959. V. 103. P. 231—251.

*Valentine D. H.* Variation in *Viola riviniana* Rchb. // New Phytol. 1941. Vol. 40. P. 189—209.

*Valentine D. H.* Vegetative and cytological variation in *Viola riviniana* Rchb. // Britisch flowering plants and modern systematic methods. London, 1949. P. 48—53.

*Valentine D. H.* The experimental taxonomy of two species of *Viola* // New Phytol. 1950. V. 49. N 2. P. 193—212.

*Valentine D. H.* Variation and evolution in the Genus *Viola* // Preslia. 1962. Vol. 34. N 1—2. P. 190—206.

*Valentine D. H.* Patterns of variation in North temperate taxa with wide distribution // Taxon. 1976. Vol. 25. N 2—3. P. 225—231.

*Veerman A., Zon J. C. J. van.* Insect pollination of Pansies (*Viola* spp.) // Ent. exp. appl. — 1965. V. 8. P. 123—134.

*Wiesbaur J.* Offener Brief // Österr. Bot. Zeitschr. 1874. Jahrg. 24. N 7. S. 224—225.

*Wiesbaur J.* Zwei fur Oberosterreich neue Veilchen // Österr. Bot. Zeitschr. 1877. Jahrg. 27. N 5. S. 149—153.

*Wiesbaur J.* Die Veilchen des Bisamberges bei Wien // Österr. Bot. Zeitschr. 1880. Jahrg. 30. N 6. S. 188—192.

*Wiesbaur J.* Zur Flora des Bisamberges bei Wien (Offener Brief). Deutsche Bot. Monatsschr. 1883. Jahrg. 1. N 8. S. 124—125.

*Wiesbaur J.* Einiges uber Veilchen // Österr. Bot. Zeitschr. 1886. Jahrg. 36. N 6. S. 189—192.

## SUMMARY

The vast published data and the author's long-term observations on distribution of hybrids in the genus *Viola* L. are summarized in the paper. The role of natural hybrids in intact and anthropogenic plant associations and questions of introgression are discussed. It is noted that hybridization takes an important part in the process of speciation in the violets. Hypothesis of a hybrid origin of *V. mirabilis* L. is stated. Diversity and polymorphism of the hybrids are described. Practical recommendations on determination of hybrids for systematists and florists are given.

УДК 582.948.2

© С. В. Овчинникова

# УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ ИЗ ТРИБ *ERITRICHIEAE* (ПОДТРИБА *ERITRICHIINAE*) И *TRIGONOTIDEAE* (*BORAGINACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. ULTRASCULPTURE OF FRUITS IN SOME GENERA OF THE TRIBES *ERITRICHIEAE* (SUBTRIBE *ERITRICHIINAE*) AND *TRIGONOTIDEAE* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3833) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 31.08.2005
Окончательный вариант получен 04.05.2006

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучены морфология плодов, поверхность эремов и ультраскульптура перикарпия у 41 вида из родов *Eritrichium*, *Amblynotus*, *Tianschaniella*, *Hackelia*, *Anoplocaryum*, *Stephanocaryum*, *Microula* из трибы *Eritrichieae* и *Bothriospermum*, *Mertensia* из трибы *Trigonotideae* сем. *Boraginaceae*. Выделено 5 основных типов поверхности эремов и 8 типов ультраскульптуры перикарпия. По признакам ультраскульптуры перикарпия эремов показана обособленность рода *Anoplocaryum*. Остальные представители подтрибы *Eritrichiinae* по признакам поверхности и ультраскульптуры перикарпия проявляют заметное сходство с видами рода *Eritrichium*. Представители трибы *Trigonotideae* по признакам плода сходны с видами родов *Anoplocaryum* и *Heliotropium* из подсем. *Heliotropioideae* Guerke. Показаны связи типов поверхности и ультраскульптуры перикарпия с географическим распространением и экологической приуроченностью видов.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, *Eritrichieae*, *Eritrichiinae*, *Trigonotideae*, окрыление, поверхность эремов, скульптура, ультраскульптура перикарпия, цикатрикс, эрем, якорные шипы.

Данная статья является продолжением публикации результатов сравнительно-морфологического изучения плодов у видов трибы *Eritrichieae* Benth. et Hook. f. с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). В ней обсуждаются представители 7 родов подтрибы *Eritrichiinae* и 2 родов из трибы *Trigonotideae* Riedl, распространенные в Азии, Америке и отчасти в Европе (см. табл. 1 и 2). Методика исследований и данные по видам подтрибы *Echinosperminae* Ovczinnikova трибы *Eritrichieae* содержатся в первой статье этой серии (Овчинникова, 2006).

## Результаты исследования и обсуждение

У изученных представителей двух триб нами выделяется 5 типов поверхности эремов: I тип — ровная, включает голую поверхность, покрытую слоем кутикулы без скульптурных элементов (табл. I , *9*, *10*), и волосистоопушенную, равномерно покрытую мягкими волосками (табл. III, *1*, *2*). Волоски могут быть густыми, рассеянными, шероховатыми, короткими или длинными. II тип — бугорчатая поверх-

ТАБЛИЦА 1

Скульптура поверхности эремов у видов рода *Eritrichium*

| Подроды, секции, ряды, виды | Поверхность эремов | Ультраскульптура перикарпия | Исследованный материал |
|---|---|---|---|
| Subgen. *Eritrichium* | | | |
| Sect. 1. *Eritrichium* | | | |
| Ser. 1. *Eritrichium* | | | |
| *E. nanum* (All.) Schrad. | Ровная, голая | Сетчато-ямчатая | Graubunder, vol Avers, ca 2600 m s. m., 17 VII 1932, W. Koch (TK) |
| *E. jankae* Simon. | То же | То же | Венгрия, pag. Balanbanga, 17 VI 1901, A. De Degen (LE) |
| *E. villosum* (Ledeb.) Bunge | Ребристая, голая | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Камчатская обл., Начикинское озеро, 29 VII 1978, В. Старченко (NSK); Республика Алтай, Семинский перевал, 20 VIII 1996, С. Овчинникова (NSK); Казахстан, хр. Саур, гора Тас, 29 VI 2002, Е. Зибзеев (NSK) |
| Ser. 2. *Aretioidea* Ovczinnikova | | | |
| *E. aretioides* (Cham.) DC. | То же | Сетчато-ямчатая с морщинистыми НПС | Залив Св. Лаврентия, Мертенс (LE); Alaska, Dry Creek, 18 VI 1962, N 5671, L. A. Viereck, K. Jones (LE) |
| Sect. 2. *Coloboma* | | | |
| Subsect. 1. *Sibirica* Ovczinnikova | | | |
| Ser. 1. *Rupestria* | | | |
| *E. jenisseense* Turcz. ex A. DC. | Складчато-морщинистая шероховато-остробугорчатая | Шиповатая | Хакасия, массив Малый Саксыр, 21 VI 2000, Н. Ковтонюк (NSK) |
| *E. tuvinense* M. Pop. | То же | » | Тува, окр. г. Кызыла, 22 VI 1945, К. А. Соболевская (LE) |
| *E. subrupestre* M. Pop. | Ровная, голая, диск шероховато-волосистоопушенный | Мелкошиповатая | Юго-Восточный Алтай, окр. пос. Кош-Агач, 17 VII 1938, М. Альбицкая (TK) |
| *E. kamelinii* Ovczinnikova | Ребристая, голая, диск шероховато-волосистоопушенный | » | Алтай, с. Черный Ануй, 19 VI 1928, № 106, Е. Г. Победимова (LE); Алтайский край, с. Соузга, 19 VI 1993, Р. В. Камелин и др. (NSK) |
| Ser. 2. *Pectinata* M. Pop. ex Ovczinnikova | | | |
| *E. jacuticum* M. Pop. | Ровная, голая, диск волосистоопушенный | » | Якутия, г. Томмот, устье р. Учура, 20 VII 1928, № 390, Г. Мельвиль (LE) |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Подроды, секции, ряды, виды | Поверхность эремов | Ультраскульптура перикарпия | Исследованный материал |
|---|---|---|---|
| Ser. 3. *Sericea* Ovczinnikova | | | |
| *E. sericeum* DC. | Гребенчато-шиповатая шероховато-волосистоопушенная | Шиповатая | Иркутская обл., дер. Байганская, 13 VI 1910, Н. Мальцев (NSK); Якутия, Олекминский р-н, пос. Солянка, 17 VII 1973, В. М. Михалева (Якутск) |
| *E. caespitosum* Ovczinnikova | То же | » | Якутия, Момский р-н, с. Хону, 27 VII 1968, А. Хохряков (МНА) |
| *E. karavaevii* Ovczinnikova | Ровная, мелко волосистоопушенная | Мелкошиповатая | Иркутская обл., р. Нижняя Тунгуска, 19 VI 1914, № 136, В. П. Дробов (LE) |
| *E. baicalense* M. Pop. ex Ovczinnikova | То же | » | Иркутская обл., в 13 км от Казачинска, 9 VII 1978, Горохова (NSK) |
| *E. uralense* subsp. *krascheninnikovii* Knjasev et Balandin | » » | » | Урал, Башкирия, гора Нурали, 6 VII 1935, И. М. Крашенинников (LE) |
| Subsect. 2. *Orientalia* Ovczinnikova | | | |
| Ser. 1. *Altimontana* Ovczinnikova | | | |
| *E. kamtschaticum* Kom. | Складчатая, голая | Извилисто-густоморщинистая с единичными шипиками | Камчатка, бассейн р. Большой, 10 III 1908, В. Комаров; Якутия, окр. пос. Саккырыр, 24 VII 1959, Б. А. Юрцев (LE) |
| *E. alpinum* Ovczinnikova | То же | То же | Тува, хр. Восточный Танну-Ола, 24 VII 1973, В. Ханминчун, Т. Петрова (NS) |
| Subgen. 2. *Pseudohackelia* (M. Pop.) Ovczinnikova | | | |
| Sect. 1. *Pseudohackelia* M. Pop. | | | |
| Ser. 1. *Albiflora* M. Pop. | | | |
| *E. relictum* Kudabaeva | Ровная, голая или слабоопушенная шероховатыми волосками | Мелкошиповатая с морщинистыми НПС | Казахстан, Джунгарский Алатау, р. Коксу, 26 VIII 1948, В. П. Голоскоков (LE) |
| *E. pamiricum* B. Fedtsch. | То же | Мелкошиповатая | Восточный Памир, басс. р. Аличур, 3 VIII 1935, № 131, Д. Марголина (TASH) |
| *E. pseudolatifolium* M. Pop. | » » | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Таджикистан, Вост. Памир, окр. оз. Ранг-Куль, 11 VIII 1969, № 2517, Чукавина и др. (LE) |

| | | | |
|---|---|---|---|
| Sect. 2. *Himalaica* (M. Pop.) Ovczinnikova | | | |
| Ser. 1. *Pamiralaica* Ovczinnikova | | | |
| *E. subjacquemontii* M. Pop. | Ровная, густо волосистоопушенная | Шиповатая | Вост. Памир, Чечекты, гора Мукор, 8 IX 1955, № 5396, С. С. Иконников (LE) |
| *E. turkestanicum* Franch. | Ровная, голая | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Памиро-Алай, Туркестанский хр., горы Мын-Тэке, 30 VII 1939, № 461, М. Арифханова (TASH) |
| *E. pseudostrictum* M. Pop. | Ровная, волосистоопушенная | Звезчато-шиповатая | Вост. Памир, Чечекты, верх. М. Мукорки, 6 VII 1945, № 245, Г. Непли (LE) |
| Ser. 2. *Himalaica* M. Pop. | | | |
| *E. canum* (Benth.) Kitamura | Густо волосистоопушенная | Шиповатая | Turkestania orientalis, Тохта-Хон, 23 VII 1890, Громбизевский; Tibet borealis, Burchan-Budda, 2—4 VIII 1884, № 422, N. M. Przewalski (LE) |

### ТАБЛИЦА 2

Скульптура поверхности эремов у представителей родов триб *Eritrichieae* и *Trigonotideae*

| Роды и виды | Поверхность эремов | Ультраскульптура перикарпия | Исследованный материал |
|---|---|---|---|
| *Tianschaniella umbellulifera* B. Fedtsch. ex M. Pop. | Ровная, рассеянно волосистоопушенная | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Центр. Тянь-Шань, р. Чолок-Капчигай, 7 IX 1939, № 250, В. Яковлева (LE) |
| *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. ex Serg. | Ровная, голая | Не выражена | Казахстан, хр. Саур, пос. Кзыл-Кия, 16 VII 1965, № 2859, З. В. Карамышева и др. (LE); Монголия, оз. Хубсугул, пос. Турту, 26 VI 1972, Л. Малышев; Читинская обл., Сретенский р-н, пос. Кокуй, 8 VII 2001, С. Овчинникова (NSK) |
| *Hackelia* Opiz | | | |
| *H. deflexa* (Wahlenb.) Opiz | Густо-остробугорчатая | Шиповатая | Бурятия, с. Кудара-Сомон, 24 VII 1965, № 2508, Г. А. Пешкова; Якутия, окр. пос. Угольная Зырянка, 7 VII 1983, № 876, Н. Большаков, С. Бубнова (NSK); Алтайский край. Белокуриха, гора Церковка, 22 VII 1973, С. Тимохина (NS) |
| *H. thymifolia* (DC.) Johnst. | Шероховато-остробугорчатая | » | Республика Алтай, с. Кош-Агач, 2 VIII 2002, А. Ю. Королюк; Тува, пос. Ак-Чыра, 10 VIII 1973, С. Тимохина (NS); Вост. Забайкалье, с. Аргунск, 4 IX 1963, Г. А. Пешкова (NSK); Памир, р. Пшарт, 13 VII 1931, № 457, С. Ю. Липшиц (LE) |
| *H. patens* (Nutt.) Johnst. | Остробугорчатая | » | USA, Utah, Davis Co, Antelope Island, 16 VI 1983, N 590, C. Jones (LE) |

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

| Роды и виды | Поверхность эремов | Ультраскульптура перикарпия | Исследованный материал |
|---|---|---|---|
| *Hackelia* popovii Czuk. | Ровная, густо волосистоопушенная | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Таджикистан, Вост. Памир, окр. оз. Ранг-Куль, 11 VIII 1969, № 2536, Чукавина и др., Горный Бадахшан, р. Мургаб, 29 VI 1958, № 321, Н. Н. Цвелев (LE) |
| *H. mexicana* (Schlecht. et Cham.) Johnst. | Крупноскладчатая | Пупырчатая | State of Oaxaca of Mexica, Sierra de San Felipe, 22 VIII 1894, C. G. Pringle (LE) |
| *Anoplocaryum* Ledeb. | | | |
| *A. compressum* (Turcz.) Ledeb. | Извилисто-складчато-бородавчатая | Шиповатая | Читинская обл., скалы Адун-Чолон, 29 VII 1977, Н. Алянская (МНА); Монголия, окр. г. Улан-Батора, 1 VII 1984, Н. Лащинский (NSK) |
| *A. turczaninowii* Krasnob. | То же | » | Тува, хр. Цаган-Шибету, окр. пос. Мугур-Аксы, 22 VI 2000, А. Ю. Королюк (NSK) |
| *A. helenae* Volot. | » » | » | Якутия, Олекминский р-н, устье р. Тас-Миеле, 26 VII 1994, П. В. Голяков (NSK); Якутия, бассейн р. Алдан, 26 VII 1991, К. Волотовский (Якутск) |
| *A. tenellum* A. L. Ebel et Rudaya | Рассеянно-бугорчатая | Пупырчатая | Монголия, аймак Баян-Улгий, окр. оз. Дуруу, 17 VIII 2001, Н. А. Рудая, А. Л. Эбель (NSK) |
| *Stephanocaryum* M. Pop. | | | |
| *S. olgae* (B. Fedtsch.) M. Pop. | Ровная, волосисто-опушенная | Сетчато-ячеисто-шиповатая | Зап. Тянь-Шань, верх. сая Испай, 31 VIII 1928, О. К. Смирнова (LE); Таласский Алатау, р. Кара-Берек, 29 VII 1922, № 671, П. А. Баранов (TASH) |
| *S. popovii* R. Kam. | То же | Не выражена | Киргизия, Ферганский хр., долина р. Яссы, 26 VI 1962, М. Пряхин (LE) |
| *Microula* Benth. | | | |
| *M. sikkimensis* (C. B. Clarke) Hemsley | Крупнобугорчатая | Густо-сосочково-шиповатая с мелкоморщинистыми НПС | Китай, провинция Юньнань, г. Чжунсинь, VII 2000, Ю. В. Овчинников (NSK) |
| *M. diffusa* (Maxim.) Johnst. | Ровная, рассеянно волосистоопушенная | Густошиповатая | Китай, Тибет, хр. Бурхан-Будда, 11 VII 1901, № 218, В. Ладыгин (LE) |
| *Bothriospermum* Bunge | | | |
| *B. zeylanicum* (J. Jaquin) Druce | Бугорчатая | Шиповатая | Japan, Oizumi Nerima-ku, Tokyo Pref., VI 1938, N 38396, T. Makino (TK); Хабаровский край, Бычиха, р. Утзон, 20 VIII 1965, №12503, Ворошилов (МНА) |
| *B. chinense* Bunge | Волнистая | » | Китай, Tientsin Chihli Prov., 4 VI 1912, N 1531, M. Clements (TASH) |
| *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC. | Рассеянно остробугорчатая | » | Якутия, Нерюнгринский р-н, р. Идюм, 10 VII 1989, К. Волотовский (Якутск) |

ность, может иметь варианты: крупнобугорчатая (табл. II, *17*), рассеянно-бугорчатая (табл. IV, *8*, *9*, *14*), остробугорчатая с густыми, шероховатыми или рассеянными бугорками с заостренной верхушкой (табл. I, *15*, *16*; III, *8*, *9*, *11*, *13*, *16*, *17*; IV, *16*, *17*). III тип — складчатая, включает крупноскладчатую, складчато-морщинистую и ребристо-складчатую поверхности, для которых характерны складки или скопления морщинок (табл. I, *3*, *15*, *16*, *19*, *20*; III, *5*, *18*—*20*). К этому же типу относится извилисто-складчатобородавчатая поверхность, которая отличается наличием на экзокарпии высоких бородавок с закругленной верхушкой, образующих скопления (табл. IV, *2*—*5*, *20*). Встречаются также: IV тип — волнистая (табл. IV, *12*, *13*) и V тип — гребенчато-шиповатая поверхность (табл. I, *14*, *18*).

У исследованных видов выявлены различия и в ультраскульптуре перикарпия. Выделено 8 основных ее типов. I тип — шиповатая, включая мелкошиповатую, ультраскульптура перикарпия, имеет самое широкое распространение у всех изученных родов, кроме рода *Amblynotus* (A. DC.) Johnst., и характеризуется отсутствием ясно различимого клеточного строения: антиклинальные стенки (АС) клеток экзокарпия не видны, наружные периклинальные стенки (НПС) плоские, гладкие, несущие на поверхности простой острый шипик (табл. I, *7*, *13*; II, *2*, *10*, *15*; III, *8*, *13*, *16*; IV, *3*, *9*, *13*, *17*, *19*, *20*). У некоторых видов НПС клеток экзокарпия имеют морщинистую поверхность (табл. II, *6*, *18*). У эремов со II типом (сетчато-ячеисто-шиповатой ультраскульптурой) экзокарпий образован округлыми или продолговатыми полигональными в плане клетками с сильно выступающими утолщенными АС и вогнутыми НПС с заметным шипиком на поверхности (табл. II, *7*, *8*; III, *4*, *6*, *7*, *14*); III тип — сетчато-ямчатая ультраскульптура — характеризуется выпуклыми или вогнутыми НПС клеток экзокарпия со струйчато-морщинистой поверхностью (табл. I, *2*). Эремы с IV типом (извилисто-морщинистой ультраскульптурой) характеризуются отсутствием хорошо различимого клеточного строения, которое маскируется кутикулой. Экзокарпий покрыт скоплениями извилин и морщинок с небольшим количеством слабо развитых шипиков (табл. I , *19*, *20*). Перикарпий с V типом (пупырчатой ультраскульптурой) покрыт хорошо выраженными округлыми клетками с погруженными АС и сильно выпуклыми в виде низких бугорков НПС (табл. III, *20*; IV, *10*, *11*, *14*, *15*). VI тип — густососочково-шиповатая ультраскульптура — отличается плотным расположением ромбовидных в очертании клеток с сильно погруженными АС и выпуклыми и морщинистыми НПС, покрытыми шипиками и отдельными сосочками (табл. II, *18*). VII тип — звездчато-шиповатая ультраскульптура — характеризуется наличием ясно выраженных звездчатых шипиков на НПС клеток экзокарпия (табл. II, *11*, *12*). VIII тип — на поверхности эремов, покрытых ровным слоем кутикулы, ультраскульптура не выражена (табл. I, *9*, *10*; III, *2*).

## Trib. *Eritrichieae* Benth. et Hook. f.

### Род *Eritrichium* Schrad.

Самый крупный род в трибе, насчитывает 76 видов, распространенных в горах по всей Евразии, от Арктики до Гималаев, и на западе Северной Америки (Овчинникова, 2002). Это невысокие густодерновинные каудексобразующие многолетние травы с мохнато опушенными листьями, растущие в тундрах и альпийском поясе самых высоких гор, на каменистых степных склонах, щебнистых субстратах карбонатного состава и в опустыненных степях.

При построении системы рода мною (Овчинникова, 2003а) учитывались признаки эремов. Для этого были изучены плоды у 50 видов рода с помощью светового микроскопа. Было показано, что эремы незабудочников зеленые или синеватые, при созревании серые или коричневые, кубарчатые, т. е. с высокими боками (1—1.5 мм выс.), поднимающимися от брюшной стороны к спинной площадке или диску, или же менее высокие (0.6—1 мм выс.), плосковатые, дорсивентрально сжатые. На брюшной стороне в середине имеется мелкий, 0.3—0.8 мм дл., цикатрикс округлой, яйцевидной или трапециевидной формы. Спинная площадка эремов плоская, яйцевидная, 1.6—3 мм дл. и 1—1.5(2.0) мм шир., по краю усаженная одним рядом шипов (0.5—1.9 мм дл.), иногда сливающихся своими основаниями в зубчатое узкое окрыление. Редко шипов по краю нет. Шипы могут быть прямостоячими, загнутыми на диск или отогнутыми наружу, неякорными или заканчиваться якорной головкой. Поверхность шипов гладкая, шероховатая от волосков или гребенчатая, по краям с острыми зубчиками.

Полученные материалы по особенностям поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия у 23 исследованных видов приведены в табл. 1. Расположение видов в таблице соответствует разработанной ранее системе, согласно которой род подразделяется на 2 подрода по форме эремов — кубарчатой или дорсивентрально сжатой. Виды входят в состав 6 секций, которые различаются по признакам жизненной формы, формы и опушения листовой пластинки, особенностям соцветия и признакам плодов. Отсутствие материала не позволило нам исследовать плоды видов двух китайских секций рода: *Tibetana* Ovczinnikova и *Discoloria* Ovczinnikova.

Анализ полученных данных показывает, что эремы у видов из секции *Eritrichium* имеют голую ровную или ребристо-складчатую поверхность с 2 типами ультраскульптуры: сетчато-ямчатой и сетчато-ячеисто-шиповатой. Сетчато-ячеисто-шиповатая ультраскульптура перикарпия, свойственная виду *E. villosum* из этой секции, получила свое развитие у видов других секций и даже родов. Такая же ультраскульптура наблюдается у *E. pseudolatifolium* из секции *Pseudohackelia*, *E. turkestanicum* из секции *Himalaica*, а также у *Stephanocaryum olgae*, *Tianschaniella umbellulifera* и *Hackelia popovii* (табл. II, *7*, *8*; III , *3—7*, *14*). Все эти виды распространены в горах Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня. Вид *E. villosum* имеет широкий голарктический евразиатский ареал.

Отличаются от других, но едины между собой виды ряда *Altimontana* из секции *Colobota*, имеющие извилисто-морщинистую ультраскульптуру перикарпия с единичными шипиками (табл. I, *20*). Как показало изучение плодов при помощи СЭМ, все виды этого ряда имеют слабо развитые якорные окончания на шипах (табл. I, *19*), плохо видимые в световой микроскоп, но все-таки отмеченные ранее у видов *E. ochotense* Jurtz. et A. Khokhr. (Гавриленко, Старченко, 1980) и *E. aldanense* Ovczinnikova (Овчинникова, 1997а, 2003б). Возможно, этот признак они унаследовали от вида *E. aretioides* из секции *Eritrichium*, эремы которого тоже имеют загнутые на диск шипы со слабо развитыми якорными окончаниями и сетчато-ямчато-морщинистую ультраскульптуру перикарпия (табл. I , *3*).

Шиповатый тип ультраскульптуры перикарпия наблюдается у видов почти всех изученных родов и у большинства видов рода *Eritrichium*. Ровная голая или с волосистоопушенным диском поверхность эремов, имеющая шиповатую или мелкошиповатую ультраскульптуру, характерна для большинства видов из секции *Colobota* (табл. I, *4—8*, *11—13*). Эти виды широко распространены на территории Северной Азии. Гребенчато-шиповатая густо волосистоопушенная поверхность эремов обнаружена у восточно-сибирских видов *E. sericeum* и *E. caespitosum* из ряда *Sericea* секции *Colobota* (табл. I, *14*, *18*), а ровная густо волосистоопушенная поверхность — у *E. pamiricum* из ряда *Albiflora* секции *Pseudohackelia*, *E. subjacquemontii* ряда *Pamiralaica* и *E. canum* из ряда *Himalaica* секции *Himalaica* (табл. II, *1*, *2*, *9*, *10*, *14*, *15*).

Мелкошиповато-морщинистая ультраскульптура перикарпия свойственна только *E. relictum* из секции *Pseudohackelia*, эндемичному виду Джунгарского Алатау, известному лишь из типового местонахождения и имеющему явное гибридное происхождение и родство с *E. pamiricum* (табл. II, *5*, *6*).

Звездчато-шиповатая ультраскульптура перикарпия и ровная волосистоопушенная поверхность эрема встречается только у *E. pseudostrictum* из секции *Himalaica*, молодого вида, видимо, возникшего при гибридизации с видом из рода *Paracaryum* Boiss. и имеющего ограниченный ареал в горах Памиро-Алая (табл. II, *11*, *12*).

Изучение ультраскульптуры перикарпия в роде *Eritrichium* показало, что наибольшим разнообразием скульптуры обладают ирано-туранские представители подрода *Pseudohackelia*, что согласуется с данными эколого-географического анализа (Овчинникова, 2002).

### Род *Amblynotus* (A.DC.) Johnst.

Монотипный род, близкий к роду *Eritrichium*, распространен по югу Сибири, в Казахстане, Монголии и Китае (Овчинникова, 1997а, 1999). *A. rupestris* — невысокий многолетник с многочисленными тонкими стеблями и компактными соцветиями, растет по сухим щебнистым и каменистым склонам гор и в степях. В отличие от килевидных кубарчатых эремов в роде *Eritrichium* эремы у *Amblynotus* яйцевидно-продолговатые, 1.6—1.9 × 0.8—0.9 мм, с заостренной верхушкой, выпуклой спинкой, округло переходящей в плоские бока, только на брюшной стороне сходящиеся в киль с малозаметным швом. Киль заканчивается неправильно-ромбовидным цикатриксом 0.65 × 0.5 мм, расположенным почти базально и немного косо. Положение цикатрикса является промежуточным между центральным расположением у рода *Eritrichium* и базальным у рода *Lithospermum* L. Поверхность эремов ровная, голая, блестящая, сходная с таковой у вида *Lithospermum officinale* L. Экзокарпий покрыт ровным слоем кутикулы без скульптурных элементов (табл. I, *9*, *10*). Признаки эремов дали возможность М. Г. Попову (1953б) предположить, что род *Amblynotus* является древним гибридом *Eritrichium* × *Lithospermum*. По его мнению, гибридизация такого характера могла происходить в третичное время.

### Род *Tianschaniella* B. Fedtsch. ex M. Pop.

Монотипный эндемичный род с видом *T. umbellulifera*, встречающимся только в Центральном Тянь-Шане, в поясе высокогорных пустынь, в ущельях среди скал, на влажных местах, на высоте 3500—3800 м над ур. м. (Попов, 1953б). *T. umbellulifera* — многолетняя трава с нежными тонкими листьями, почти голая, с цветками, собранными цимами (полузонтиками) на концах ветвей.

Эремы темно-оливковые, яйцевидно-продолговатые, дорсивентрально сжатые, 2.1—2.5 мм дл., 1.2 мм шир., с прямой спинкой, по краям окруженной 20 короткими 0.2—0.3 мм дл. сильно расставленными якорными шипиками. Брюшная сторона эрема наверху с килем, переходящим в верхней половине эрема в яйцевидный выпуклый цикатрикс 0.83 × 0.3 мм. Поверхность эремов ровная, по спинке с рассеянными волосками до 60 мкм дл. Ультраскульптура перикарпия сетчато-ячеисто-шиповатая.

## Род *Hackelia* Opiz

В роде 45 видов, распространенных большей частью в Северной и Южной Америке и Азии (Gentry, Carr, 1976). Это мезофитные, многолетние или двулетние травы, реже однолетники, с прямостоячими ветвистыми стеблями, опушенные короткими мягкими волосками. Виды встречаются на каменистых скалах и склонах, в зарослях кустарников, в негустых хвойных и лиственных лесах, на лугах и по песчаным берегам рек во всех районах, кроме Арктики.

Особенности эремов исследовались у 5 видов рода разных групп родства из различных частей ареала. Для плодов всех изученных видов рода *Hackelia* характерна гетероэремокарпия, когда в ценобии развиваются эремы с разными морфотипами. Эремы широкояйцевидные, 1.25—3.5 мм дл., дорсивентрально сжатые, с плоской спинкой, по краю окруженной однорядными многочисленными (12—32) якорными шипиками разной длины, горизонтально простертыми, в основании обычно сросшимися в узкую или широкую кайму. Брюшной киль хорошо развит (у *H. popovii* Czuk. он сглаженный), заканчивается яйцевидным или ланцетовидным слабо выпуклым цикатриксом 0.3—2.0 мм дл. Поверхность эремов у видов разного родства может быть остробугорчатой, ровной, волосистоопушенной или крупноскладчатой с тремя типами ультраскульптуры: шиповатой, сетчато-ячеисто-шиповатой или пупырчатой соответственно (табл. 2; табл. III, *8—21*).

## Род *Anoplocaryum* Ledeb.

Реликтовый род третичной мезофитной флоры; представлен 4 видами. Все виды приурочены к тенистым сырым расщелинам и подножию гранитных скал в поясе горной тайги и распространены в Сибири и Монголии (Овчинникова, 1997а, б; Рудая, Эбель, 2002). Это многолетние растения с длинными слабыми поникающими ветвистыми стеблями, почти голыми листьями и цветками, сидящими по одному в пазухах верхних листьев или собранными цимами (полузонтиками) на концах ветвей.

Эремы изучены у всех видов рода (табл. 2). Эремы серые или черные, яйцевидные или продолговатые, на верхушке оттянутые, дорсивентрально сжатые, 1.5—2.8 мм дл., 1.1—1.65 мм шир., с выпуклой спинкой, плавно переходящей в бока. Брюшной киль в центре эрема заканчивается немного скошенным набок, выпуклым в виде ножки, клювовидным цикатриксом с крупным отверстием для сосудистого пучка. Поверхность эремов извилисто-складчато-бородавчатая у 3 видов или рассеянно-бугорчатая у *A. tenellum*. Ультраскульптура перикарпия у *A. tenellum* пупырчатая, отличающаяся от других видов рода, но сходная с ультраскульптурой перикарпия эремов у *Heliotropium ellipticum* Ledeb. и *Hackelia mexicana* (табл. 2; табл. III , *20*; IV, *10*, *11*, *14*, *15*). *A. tenellum* отличается от других видов рода также отсутствием опушения, особым типом соцветия и наличием зачаточных придатков на пыльниках. Последний признак свойствен видам из трибы *Lithospermeae* (DC.) Guerke s. lato. Ультраскульптура перикарпия у остальных трех видов одинаковая — шиповатая. Поверхность эремов у этих видов и особенности строения цикатрикса проявляют заметное сходство с видами *Asperugo procumbens* L., *Allocarya orientalis* (L.) Brand и *Mertensia rivularis* (табл. IV, *1—5*, *16—20*).

## Род *Stephanocaryum* M. Pop.

Эндемичный род Западного Тянь-Шаня с двумя видами: *S. olgae* (растет в трещинах известняковых скал в альпийском поясе) и *S. popovii* (встречается на щебнистых склонах в древесно-кустарниковых сообществах среднего горного пояса) (Попов, 1951, 1953б; Камелин, 1974; Набиев, 1986). Многолетние каудексообразующие рыхлодерновинные низкие травы мезофитного облика с нежными супротивными листьями и цветками, сидящими по одному в пазухах верхних листьев.

Для обоих видов рода характерен почти плоский карпобазис с длинным столбиком, заметно превышающим высоту эремов, и слабо раздвоенным рыльцем, заметным лишь при большом увеличении. Эремы желтые или коричневые, кубарчатые, с очень высокими боками 1.9—2.2 мм выс. и сильно скошенным диском 1.6 × 1.8—2.1 мм, по краям которого располагается узкое окаймление 0.5 мм шир., из-под которого вырастает тонкоперепончатое широкое мохнатоопушенное крыло 0.7—1 мм дл., либо крыло загнуто внутрь в виде вздутой коронки. Цикатрикс округлый, вогнутый, 0.5—0.6 мм в диам., расположен базально. Диск и бока эрема ровные, густо опушены длинными мягкими волосками 80—154 мкм дл., поверхность крыла складчато-морщинистая. Ультраскульптура перикарпия у *S. olgae* сетчато-ячеисто-шиповатая, как у *Eritrichium villosum*, с которым он схож и по кубарчатой форме эрема с высокими боками (табл. III, *3—7*). Ультраскульптура перикарпия у *S. popovii* не выражена (табл. III, *1*, *2*).

## Род *Microula* Benth.

Род насчитывает 30 видов, распространенных в горах Монголии, Китая, Бутана, Индии, Непала (Wang, 1980a, b). Это невысокие рыхло-дерновинные многолетние травы, опушенные короткими мягкими волосками или жесткими щетинками, с цветками, сидящими по одному в пазухах верхних листьев или собранными полузонтиками на концах ветвей, растущие на альпийских лугах, в расщелинах скал, зарослях кустарников, по окраинам лесов и на щебнистых склонах на высотах 2400—5300 м над ур. м. (Zhu et al., 1995). В предложенной системе рода (Wang, 1980b) 30 видов входят в состав 6 секций, которые различаются по признакам плодов. Самая крупная секция *Schistocaryum* (Franch.) W. T. Wang разделена на 3 ряда.

Особенности поверхности плодов исследованы у 2 видов: *M. sikkimensis* из секции *Schistocaryum* и *M. diffusa* из секции *Dipterygocarpa* W. T. Wang (табл. 2). Эремы бледно-зеленые или серые, кубарчатые, яйцевидные, 2.2—2.4 мм дл., 1.4—1.6 мм шир. Сильно выступающий широкий брюшной киль в нижней части эрема заканчивается выступающим треугольным, в виде ножки, цикатриксом 0.4—0.5 мм дл. Сосудистый пучок проходит в верхнем углу цикатрикса. У *M. sikkimensis* спинной диск овальный, маленький, 1.05 × 0.64 мм, расположен почти на самой верхушке спинной стороны, скрыт пузыревидно приподнимающимся по краю неширoким кожистым окрылением 0.3—0.4 мм шир. Поверхность эрема и окрыления крупнобугорчатая. У *M. diffusa* диск 0.9 × 1.42 мм, треугольно-овальный, расположен в верхней половине спинной стороны, слабо килеватый, окаймлен широким, 0.4—0.5 мм, перепончатым прямым окрылением. В базальной части диска окрыление не образуется. Поверхность эрема ровная, рассеянно опушенная длинными мягкими волосками 115—185 мкм дл. Ультраскульптура перикарпия у обоих видов густошиповатая, у *M. sikkimensis*, кроме того, с заметными сосочками и мелкоморщинистой поверхностью НПС клеток экзокарпия (табл. II, *16—20*).

## Trib. *Trigonotideae* Riedl

### Род *Bothriospermum* Bunge

Род третичной мезофитной флоры с 5 видами. Его положение в системе сем. *Boraginaceae* Juss. остается неясным. Это одно-двулетние травы со слабыми полегающими стеблями, с редким щетинистым опушением и рыхлыми облиственными кистями, произрастающие на горных лугах, каменистых склонах, на отмелях, вдоль дорог по всей Восточной Азии (Попов, 1953б; Чукавина, 1984; Старченко, 1985; Zhu et al., 1995).

Плоды у изученных видов *B. chinense* и *B. zeylanicum* (= *B. tenellum* (Hornem.) Fisch. et C. A. Mey.) имеют плоский карпобазис с коротким столбиком и эремы с базальным плоским ромбовидным цикатриксом, как у видов трибы *Lithospermeae*, куда его относили в качестве подтрибы *Bothriosperminae* M. Pop. ex Riedl. (Попов, 1953б; Riedl, 1967; Старченко, 1985). Эремы овально-почковидные, с сильно выпуклой спинной стороной и вогнутой брюшной, на которой расположен ложный цикатрикс, по строению сходный с диском на эремах у родов *Microula*, *Stephanocaryum* и *Craniospermum* Lehm. У *B. chinense* ложный цикатрикс овальной формы, расположен поперек брюшной стороны, 1.2 × 1.85 мм, имеет вздутое кожистое широкое, 0.4—0.5 мм, окрыление. Из отверстия видна перепончатая ткань — аналог пластинок оторочки на эремах рода *Craniospermum* (Овчинникова, 2000). Поверхность эрема волнистая. Ультраскульптура перикарпия шиповатая (табл. IV, *12*, *13*). У *B. zeylanicum* ложный цикатрикс овальный, 0.75 × 0.5 мм. Отверстие имеет двуслойное окаймление. Наружное узкое кожистое, слабо зубчатое окаймление является частью перикарпия. Из-под него выходит округлое перепончатое окрыление 0.15 мм шир., с ровным краем. Сквозь отверстие видна поверхность перикарпия. Это диск, смещенный на брюшную сторону. Поверхность эрема бугорчатая, состоящая из многоклеточных, закругленных на верхушке бугорков (табл. IV, *6*—*8*). Ультраскульптура перикарпия шиповатая, сходная с ультраскульптурой у эремов видов рода *Anoplocaryum* (табл. IV, *3*, *9*).

### Род *Mertensia* Roth

Род третичной мезофитной флоры, с 45 видами. Его положение в системе сем. *Boraginaceae* Juss. точно не определено (Попов, 1953а). Это многолетние травы с крупными листьями прикорневой розетки, прямостоячими стеблями и долихоморфными цветками, собранными в метельчатые или зонтиковидные соцветия, произрастающие на высокогорных лугах, каменистых склонах, в лесном и степном поясах в Азии и Северной Америке (Попов, 1953а, б; Старченко, 1985; Zhu et al., 1995).

Плоды *M. rivularis* имеют низкопирамидальный карпобазис и удлиненный столбик со слабо двулопастным рыльцем. Эремы беловатые, кособоко-яйцевидные, несимметричные, дорсивентрально сжатые, 3 мм дл., 1.5—1.65 мм шир., с сильно заостренной верхушкой. Спинка слабо выпуклая, некилеватая, по краям окаймлена одним рядом коротких, 0.2—0.5 мм дл., гребенчатых шипиков разной длины, по низу эрема шипиков нет. Брюшной киль хорошо выражен, в середине брюшной стороны переходит в отстоящий в виде небольшой ножки скошенный набок цикатрикс. Основание ножки плоское, вытянутое. Поверхность эремов морщинистая, рассеянно остробугорчатая (табл. IV, *16*—*19*). Ультраскульптура перикарпия шиповатая, сходная с ультраскульптурой эремов некоторых видов родов *Anoplocaryum*, *Hackelia*, а также *Bothriospermum zeylanicum* (табл. 2).

Результаты исследования показали, что из изученных родов трибы *Eritrichieae* своеобразием отличается род *Anoplocaryum*, имеющий 2 типа поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия: извилисто-складчато-бородавчатая поверхность с шиповатой ультраскульптурой — сходна с поверхностью плодов у *Asperugo procumbens* из трибы *Asperugeae* (Riedl) Ovczinnikova, *Allocarya orientalis* из подтрибы *Allocaryinae* Grigorjev ex Ovczinnikova трибы *Eritrichieae* и *Bothriospermum zeylanicum* из трибы *Trigonotideae*; рассеянно-бугорчатая поверхность с пупырчатой ультраскульптурой — как у *Heliotropium ellipticum* из подсем. *Heliotropioideae* Guerke.

Остальные роды из подтрибы *Eritrichiinae*, по-видимому, тесно связаны в своем развитии с родом *Eritrichium*. Род *Amblynotus* отличается невыраженной ультраскульптурой перикарпия, но связан с секцией *Colobota* рода *Eritrichium* общими морфологическими, палинологическими и фитохимическими признаками (Овчинникова, 2003а). Род *Microula*, имеющий монголо-китайско-гималайский ареал, отличается своеобразным густошиповатым типом ультраскульптуры, но, по данным морфологии плода, связан с родом *Eritrichium* через секции *Tibetana* и *Discoloria*. Несмотря на кажущиеся общие черты в строении плодов у видов рода *Hackelia* и представителей подрода *Pseudohackelia* рода *Eritrichium*, признаки поверхности эремов и ультраскульптуры перикарпия не подтверждают их близкого родства. Род *Hackelia* по особенностям скульптуры поверхности эремов более близок к родам *Bothriospermum* и *Mertensia* из трибы *Trigonotideae*.

## Благодарности

Выражаю благодарность сотруднику Института гидродинамики СО РАН Я. Л. Лукьянову за помощь при работе на СЭМ и Т. И. Кравцовой за консультации и помощь при подготовке статьи к печати.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Гавриленко И. Г., Старченко В. М.* Систематика дальневосточных видов секции *Colobota* рода *Eritrichium* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 10. С. 1422—1428.

*Камелин Р. В.* Второй вид рода *Stephanocaryum* M. Pop. // Бот. мат. (Ташкент). Ташкент, 1974. Вып. 19. С. 11.

*Набиев М. М.* Род *Stephanocaryum* M. Pop. — Венцовник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1986. Т. 8. С. 142—143.

*Овчинникова С. В.* Определитель родов, роды *Hackelia* Opiz, *Eritrichium* Schrader ex Gaudin, *Anoplocaryum* Ledeb., *Amblynotus* (A.DC.) Johnst., *Asperugo* L., *Craniospermum* Lehm. // Флора Сибири: *Pyrolaceae* — *Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997а. Т. 11. С. 99—102, 142—155, 225—226, 258—262.

*Овчинникова С. В.* Заметки о роде *Anoplocaryum* Ledeb. в Северной Азии // Матер. Междунар. конф. «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья». Чита, 1997б. Т. 1. С. 49—51.

*Овчинникова С. В.* Новые и критические виды рода *Eritrichium* Schrader ex Gaudin (*Boraginaceae*) из Северной Азии // Turczaninowia. 1999. Вып. 2. № 4. С. 11—24.

*Овчинникова С. В.* Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

*Овчинникова С. В.* Анализ ареалов и пути эволюции видов рода *Eritrichium* Schrad. (*Boraginaceae*) // Матер. 1-й Междунар. научно-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2002. С. 119—125.

*Овчинникова С. В.* Система рода *Eritrichium* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 7. С. 76—87.

*Овчинникова С. В.* Род *Eritrichium* (*Boraginaceae* Juss.) в Якутии // Флора и растительность криолитозоны. Якутск, 2003б. Ч. 1. С. 111—124.

*Овчинникова С. В.* Особенности ультраскульптуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinosperminae* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1545—1556.

*Попов М. Г.* Два новых рода из семейства Бурачниковых Средней Азии // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1951. Т. 14. С. 336—342.

*Попов М. Г.* О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth. (*Boraginaceae*) на основании сравнения американских и азиатских видов // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1953а. Т. 15. С. 248—266.

*Попов М. Г.* Бурачниковые — *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР. М.; Л., 1953б. Т. 19. С. 97—691.

*Рудая Н. А.*, *Эбель А. Л.* Новые виды *Potentilla* L. и *Anoplocaryum* Ledeb. из высокогорий Монгольского Алтая // Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 2. С. 5—10.

*Старченко В. М.* Бурачниковые (*Boraginaceae* G. Don) советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 108 с.

*Чукавина А. П.* Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae* Juss. // Флора Таджикской ССР. Л., 1984. Т. 7. С. 371—506.

*Gentry J. L.*, *Carr R. L.* A revision of the genus *Hackelia* (*Boraginaceae*) in North America, North of Mexico // Mem. New York Bot. Gard. 1976. Vol. 26. N 1. P. 121—227.

*Riedl H. Boraginaceae* // K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica / Graz, 1967. Lfg 48. S. 1—281.

*Wang W. T.* New taxa of *Microula* (*Boraginaceae*) from Xizang (Tibet) // Acta Phytotax. Sin. 1980a. T. 18. N 2. P. 112—115.

*Wang W. T.* A revision of the genus *Microula* (*Boraginaceae*) // Acta Phytotax. Sin. 1980b. T. 18. N 3. P. 266—282.

*Zhu G. L.*, *Riedl H.*, *Kamelin R. Boraginaceae* // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 329—427.

## SUMMARY

A detailed SEM study of fruit morphology, erema (nutlet) surface and pericarp ultrasculpture in 41 species of the genera *Eritrichium*, *Amblynotus*, *Tianschaniella*, *Hackelia*, *Anoplocaryum*, *Stephanocaryum*, *Microula* of the tribe *Eritrichieae*, and *Bothriospermum*, *Mertensia* of the tribe *Trigonotideae* of the family *Boraginaceae* is done for the first time. 5 types of the nutlet surface and 8 types of the pericarp ultrasculpture are distinguished. The characters of fruit morphology are concluded to be sufficiently effective at specific and supraspecific level for taxonomic purposes. Features of nutlet surface are important for studies of evolution and inferring relationships between taxa in the tribe *Eritrichieae*. Separation of the genus *Anoplocaryum* in the subtribe *Eritrichiinae* is confirmed by the principal carpological features. Relationships between species in the subtribe *Eritrichiinae* and members of the tribes *Asperugeae* and *Trigonotideae*, and subfamily *Heliotropioideae* in *Boraginaceae* are inferred on the basis of a comparative study of ultrasculptural features of nutlet surface. Relations between geographical distribution, ecological conditions and types of the pericarp ultrasculpture and nutlet surface are shown.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581 (4 + 5) + 582.261/296 + 581.26 + 581.9

© С. И. Генкал

# МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ МЕЛКОРАЗМЕРНЫХ ВИДОВ *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*). 2. *STEPHANODISCUS MAKAROVAE*

S. I. GENKAL. MORPHOLOGY, TAXONOMY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF SMALL-SIZED SPECIES OF THE GENUS *STEPHANODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*). 2. *STEPHANODISCUS MAKAROVAE*

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Поступила 29.04.2005
Окончательный вариант получен 21.03.2006

На основе изучения типового и других материалов показаны изменчивость морфологических признаков, широкие экологическая валентность и ареал *Stephanodiscus makarovae*, что позволило расширить описание вида.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Stephanodiscus makarovae*, морфология, таксономия, экология, распространение.

В предыдущей статье были показаны роль мелкоразмерных представителей рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*) в альгоценозах водоемов, проблемы их точной идентификации, рассмотрены морфология, таксономия, экология и распространение *S. delicatus* Genkal (Генкал, 2004). *S. makarovae* Genkal, описанный из Иваньковского водохранилища, также относится к мелкоклеточной группе видов *Stephanodiscus* (Генкал, 1978а). Описание *S. makarovae* было основано на данных световой и трансмиссионной электронной микроскопии, были показаны отличия вида от сходного по морфологии *S. invisitatus* Hohn et Hellerman (Генкал, 1978а). Позднее оно было несколько расширено за счет увеличения диапазонов изменчивости диаметра створки (с 3—5.3 до 3—10 мкм), числа штрихов в 10 мкм (с 18—30 до 16—30) и числа ареол в 10 мкм (с 40—50 до 33—60), однако некоторые морфологические особенности створки остались вне поля зрения исследователей (Генкал, Корнева, 1990; Генкал, 1992).

Цель настоящего исследования — дополнительное изучение морфологических особенностей панциря *S. makarovae*, таксономии, экологии и ареала вида на основе типового и других материалов.

## Материал и методы

Материалом для исследований послужили пробы фитопланктона из волжских водохранилищ 1969—1970 гг. (архив Лаб. альгологии ИБВВ РАН) и сборы автора из Рыбинского водохранилища, р. Сутка (приток этого водохранилища), водоемов бассейна рек Анадырь и Колыма. Кроме этого были изучены пробы фитопланктона из других водоемов, любезно предоставленные коллегами.

Освобождение клеток от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью трансмиссионного (BS-613, H-300) и сканирующего (JSM-25 S) электронных микроскопов. При изучении сезонной динамики численности центрических диатомовых водорослей в 1982 г. использовали оригинальный способ учета водорослей с помощью электронной микроскопии (Генкал, 1986; Genkal, 1989; Genkal, Korneva, 1992), а для подсчета ряда диагностических элементов створки — предложенные нами методы (Генкал, 1977, 1978б, 1993).

## Результаты и их обсуждение

*Stephanodiscus makarovae* Genkal (Генкал, 1978а: 13, табл. I, II). Клетки одиночные. Панцирь короткоцилиндрический. Створки плоские, концентрически выпуклые или вогнутые, 3—10 мкм в диам. Структура створки состоит из пороидных ареол, 33—67 в 10 мкм, расположенных в шахматном порядке в радиальных рядах. В центральной части створки ряды ареол одинарные, к краю переходят в двойные, реже тройные, штрихов 10.2—21.2 (14—30)[1] в 10 мкм. В центре створки ареолы расположены беспорядочно. С внутренней поверхности ареолы закрыты куполообразным крибрумом, который ближе к краю створки становится плоским. Загиб створки с 2—3 ареолами в вертикальном ряду. Двугубый вырост один, располагается на загибе створки в кольце краевых выростов с опорами, с внутренней поверхности в виде щели, окруженной двумя утолщениями и ориентированной радиально. Вблизи центра створки имеется один вырост с опорами, с наружной поверхности в виде отверстия с утолщенным краем, с внутренней — короткой трубки, окруженной 2 опорами. Краевые выросты с опорами, 2.1—5.1 в 10 мкм, расположены на каждом третьем—седьмом ребре ниже шипов. С наружной поверхности они имеют вид утолщенного по периметру отверстия, с внутренней — короткой трубки, окруженной двумя опорами. На границе с загибом створки небольшие шипы отходят от каждого ребра, иногда отсутствуют (табл. I, II).

Пресноводный планктонный широко распространенный в водоемах России вид, преимущественно в мезотрофно-эвтрофных водоемах.

В исследованных нами популяциях *S. makarovae* число ареол в 10 мкм обычно не превышает 50, но в отдельных выборках (Куйбышевское и Иваньковское водохранилища, оз. Севан) плотность ареол составляла 60—67 в 10 мкм (табл. 1), что превышает известные значения из литературных данных (Генкал, 1978а; Генкал, Корнева, 1990). По данным последних авторов, минимальное число штрихов в 10 мкм составляло 16, однако в исследованном материале мы зафиксировали 14—15 в 10 мкм (табл. 1: Сиверское оз., Куйбышевское, Чебоксарское и Киевское водохранилища). Наше исследование показало, что центральный и краевые выросты с внутренней поверхности имеют короткую центральную трубку, а с наружной имеют вид утолщенного по периметру отверстия (табл. II). Согласно имеющимся описаниям *S. makarovae* (Генкал, 1978а; Генкал, Корнева, 1990), ребра на границе створки с ее загибом заканчиваются короткими шипами, но мы наблюдали створки с отдельными шипами или вообще без них (табл. I). В описании вида отмечается, что двугубый вырост расположен на границе с загибом створки (Генкал, 1978а).

---

[1] Измерены общепринятым способом.

ТАБЛИЦА 1

Статистические характеристики исследованных выборок *Stephanodiscus makarovae*

| Признаки | Лимиты | M ± m | σ | CV | N |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. Сиверское оз., май 1977 | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 6.1—8.1 | 6.8 ± 0.0 | 0.4 | 6 | 31 |
| Число штрихов в 10 мкм | 14—20 | 16.2 ± 0.2 | 1.3 | 8 | 31 |
| штрихов в 10 мкм* | 10.3—14.1 | 12.3 ± 0.1 | 0.8 | 6 | 31 |
| ареол в 10 мкм* | 37.9—51.7 | 43.0 ± 0.4 | 2.6 | 6 | 31 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.1—3.2 | 2.6 ± 0.0 | 0.2 | 10 | 31 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.4 ± 0.0 | 0.5 | 20 | 31 |
| 2. Куйбышевское водохранилище | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 3.2—5.3 | 4.0 ± 0.0 | 0.4 | 11 | 31 |
| Число штрихов в 10 мкм | 15—25 | 20.4 ± 0.4 | 2.3 | 11 | 31 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.3—19.4 | 14.8 ± 0.3 | 1.6 | 11 | 31 |
| ареол в 10 мкм* | 36—60 | 50.1 ± 0.8 | 4.7 | 9 | 31 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.3—4.4 | 3.2 ± 0.0 | 0.4 | 13 | 31 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.2 ± 0.0 | 0.4 | 19 | 31 |
| 3. Иваньковское водохранилище | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 3.4—5.8 | 4.1 ± 0.0 | 0.5 | 12 | 29 |
| Число штрихов в 10 мкм | 20—30 | 23.2 ± 0.5 | 2.7 | 11 | 29 |
| штрихов в 10 мкм* | 14.4—21.2 | 17.8 ± 0.3 | 1.9 | 10 | 29 |
| ареол в 10 мкм* | 44.4—66.6 | 57.5 ± 1.2 | 6.9 | 12 | 29 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.4—5.1 | 3.7 ± 0.1 | 0.6 | 17 | 29 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.0 ± 0.0 | 0.1 | 9 | 29 |
| 4. Чебоксарское водохранилище | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4.8—7.5 | 6.5 ± 0.1 | 0.6 | 9 | 30 |
| Число штрихов в 10 мкм | 16—22 | 18.3 ± 0.2 | 1.2 | 7 | 30 |
| штрихов в 10 мкм* | 13.2—15.9 | 14.5 ± 0.1 | 0.7 | 5 | 30 |
| ареол в 10 мкм* | 35.4—44.8 | 40.4 ± 0.5 | 2.7 | 6 | 30 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.5—3.2 | 3.0 ± 0.0 | 0.2 | 6 | 30 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2.0 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 30 |
| 5. Иркутское водохранилище | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4—5.9 | 5.0 ± 0.0 | 0.4 | 9 | 28 |
| Число штрихов в 10 мкм | 20—25 | 20.7 ± 0.3 | 1.7 | 8 | 28 |
| штрихов в 10 мкм* | 11.8—17.4 | 14.5 ± 0.2 | 1.1 | 8 | 28 |
| ареол в 10 мкм* | 37—50 | 42.6 ± 0.7 | 3.7 | 8 | 28 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.3—3.4 | 2.8 ± 0.0 | 0.2 | 10 | 28 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.0 ± 0.0 | 0.1 | 9 | 28 |
| 6. Р. Селенга, июнь 1987 | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 6.1—10 | 7.6 ± 0.2 | 1.0 | 14 | 30 |
| Число штрихов в 10 мкм | 16—20 | 17.1 ± 0.2 | 1.2 | 7 | 30 |
| штрихов в 10 мкм* | 11.6—15.9 | 13.6 ± 0.2 | 1.1 | 8 | 30 |
| ареол в 10 мкм* | 36.5—48 | 41.1 ± 0.5 | 2.7 | 6 | 30 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.2—3.2 | 2.8 ± 0.0 | 0.2 | 8 | 30 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.1 ± 0.0 | 0.3 | 16 | 30 |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Признаки | Лимиты | M ± m | σ | CV | N |
|---|---|---|---|---|---|
| 7. Оз. Севан | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 3—8.1 | 3.9 ± 0.2 | 1.1 | 29 | 32 |
| Число штрихов в 10 мкм | 16—25 | 21.6 ± 0.4 | 2.7 | 12 | 32 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.9—18.9 | 16.0 ± 0.2 | 1.6 | 10 | 32 |
| ареол в 10 мкм* | 37—60 | 54.8 ± 0.9 | 5.3 | 9 | 32 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.7—4.4 | 3.6 ± 0.0 | 0.4 | 12 | 32 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.2 ± 0.0 | 0.4 | 18 | 32 |
| 8. Киевское водохранилище | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 5.1—7.8 | 5.9 ± 0.1 | 0.6 | 10 | 27 |
| Число штрихов в 10 мкм | 15—25 | 19.9 ± 0.3 | 1.8 | 9 | 27 |
| штрихов в 10 мкм* | 10.9—17.0 | 14.6 ± 0.2 | 1.3 | 9 | 27 |
| ареол в 10 мкм* | 37.1—45.8 | 41.2 ± 0.4 | 2.3 | 5 | 27 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.3—3.9 | 3.0 ± 0.0 | 0.3 | 12 | 27 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 27 |
| 9. Оз. Байкал | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 6.3—9.1 | 7.5 ± 0.1 | 0.6 | 8 | 24 |
| Число штрихов в 10 мкм | 18—22 | 18.9 ± 0.2 | 1.1 | 6 | 24 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.7—16.1 | 14.5 ± 0.2 | 1.0 | 7 | 24 |
| ареол в 10 мкм* | 35.2—41.6 | 39.3 ± 0.3 | 1.8 | 4 | 24 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.1—3.3 | 2.8 ± 0.0 | 0.2 | 9 | 24 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 24 |
| 10. Сиверское оз., июнь 1972 | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4.8—6.5 | 5.6 ± 0.0 | 0.4 | 7 | 34 |
| Число штрихов в 10 мкм | 14—20 | 17.4 ± 0.3 | 1.7 | 10 | 34 |
| штрихов в 10 мкм* | 10.2—14.4 | 12.2 ± 0.1 | 0.9 | 7 | 34 |
| ареол в 10 мкм* | 37—52 | 44.4 ± 0.6 | 3.6 | 8 | 34 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.1—3.1 | 2.6 ± 0.0 | 0.2 | 10 | 34 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.2 ± 0.0 | 0.4 | 19 | 34 |
| 11. Оз. Маарду (Эстония) | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4.5—6.2 | 5.1 ± 0.0 | 0.4 | 8 | 31 |
| Число штрихов в 10 мкм | 20—25 | 21.0 ± 0.3 | 2.0 | 9 | 31 |
| штрихов в 10 мкм* | 13.1—17.9 | 15.2 ± 0.1 | 1.0 | 6 | 31 |
| ареол в 10 мкм* | 40.7—52.3 | 46.1 ± 0.6 | 3.6 | 8 | 31 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.3—3.9 | 3.0 ± 0.0 | 0.3 | 12 | 31 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 31 |
| 12. Оз. Рускаверге (Эстония) | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4—5.6 | 4.8 ± 0.0 | 0.4 | 8 | 32 |
| Число штрихов в 10 мкм | 20—25 | 20.9 ± 0.3 | 1.9 | 9 | 32 |
| штрихов в 10 мкм* | 13.5—16.7 | 14.8 ± 0.1 | 0.9 | 6 | 32 |
| ареол в 10 мкм* | 37.5—50 | 44.0 ± 0.5 | 3.0 | 6 | 32 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.3—3.9 | 3.0 ± 0.0 | 0.3 | 12 | 32 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 32 |

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

| Признаки | Лимиты | M ± m | σ | CV | N |
|---|---|---|---|---|---|
| 13. Оз. Выртсъярв (Эстония) | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 5.6—8.9 | 6.7 ± 0.1 | 0.8 | 12 | 30 |
| Число штрихов в 10 мкм | 16—25 | 19.8 ± 0.3 | 2.0 | 10 | 30 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.9—17.4 | 14.7 ± 0.1 | 1.0 | 6 | 30 |
| ареол в 10 мкм* | 34.4—48 | 41.5 ± 0.4 | 2.7 | 6 | 30 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.4—3.6 | 3.0 ± 0.0 | 0.2 | 8 | 30 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.0 ± 0.0 | 0.2 | 12 | 30 |
| 14. Р. Селенга, сентябрь 1981 | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 4.6—7.2 | 5.8 ± 0.1 | 0.6 | 10 | 30 |
| Число штрихов в 10 мкм | 16—24 | 19.4 ± 0.3 | 1.6 | 8 | 30 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.1—16.4 | 14.3 ± 0.2 | 1.1 | 7 | 30 |
| ареол в 10 мкм* | 37—48 | 42.5 ± 0.4 | 2.3 | 5 | 30 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.2—3.8 | 2.8 ± 0.0 | 0.3 | 12 | 30 |
| ареол на конце штрихов | 2 | 2 ± 0.0 | 0.0 | 0 | 30 |
| 15. Р. Сутка (приток Рыбинского водохранилища) | | | | | |
| Диаметр створки, мкм | 1.8—7.5 | 5.9 ± 0.1 | 0.6 | 11 | 28 |
| Число штрихов в 10 мкм | 18—25 | 20.5 ± 0.2 | 1.5 | 7 | 28 |
| штрихов в 10 мкм* | 12.9—16.1 | 14.8 ± 0.1 | 0.8 | 5 | 28 |
| ареол в 10 мкм* | 37—47.6 | 42.4 ± 0.6 | 3.2 | 7 | 28 |
| выростов с опорами в 10 мкм* | 2.4—3.4 | 2.9 ± 0.0 | 0.2 | 8 | 28 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2.0 ± 0.0 | 0.1 | 9 | 28 |

Примечание. * — здесь и в табл. 2 подсчет признаков проводился по нашей методике (Генкал, 1977, 1978б). Лимиты — крайние значения признака, M — средние значения, m — ошибка средней, σ — среднее квадратичное отклонение, CV — коэффициент вариации в %; N — число промеренных створок.

Согласно настоящему исследованию, вырост располагается на самом загибе в верхней его части в кольце краевых выростов с опорами (табл. II).

Исследование популяций *S. makarovae* из разнотипных водоемов (реки, водохранилища, озера), расположенных в разных географических зонах, показало, что количественные признаки по диапазонам изменчивости, средним значениям, отношению максимального значения к минимальному варьируют в разной степени (табл. 1). При этом межпопуляционная изменчивость (расстояние Махаланобиса) между исследованными выборками (табл. 1) по комплексу количественных признаков (диаметр створки, число штрихов и ареол в 10 мкм, число краевых выростов, число ареол на конце штриха) оказалась выше, чем сезонная изменчивость (сравни 0.4—17.2 и 0.2—0.4, Генкал, 1993). По значениям коэффициента вариации (табл. 2) признаки в порядке убывания располагаются следующим образом: диаметр створки, число выростов в 10 мкм, число ареол на конце штриха, число штрихов в 10 мкм, число ареол в ряду в 10 мкм. Среди перечисленных признаков самыми стабильными оказались последние три, связанные с плотностью расположения ареол на лицевой части створки, через которые клетки водорослей осуществляют обмен с внешней средой. Такой порядок характерен для многих представителей рода *Stephanodiscus*, в том числе мелкоклеточных (*S. triporus*, *S. minutulus*) (Генкал, 1993).

*S. makarovae* имеет сходство с *S. delicatus* (Генкал, 2004). S. Casper с соавт. (1988) в своей работе по изучению мелкоразмерных центрических диатомовых

ТАБЛИЦА 2

Популяционная изменчивость *Stephanodiscus makarovae*

| Признаки | Лимиты | | | | $L_{max}/L_{min}$ | $M_{CV}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | M | CV | K | | |
| Диаметр створки, мкм | 3—10 | 3.9—7.6 | 6—29 | 1.3—2.7 | 3.3 | 10.9 |
| Число штрихов в 10 мкм | 14—30 | 16.2—23.2 | 6—12 | 1.2—1.6 | 2.1 | 8.8 |
| штрихов в 10 мкм* | 10.2—21.2 | 12.2—17.8 | 5—11 | 1.2—1.5 | 2.0 | 7.4 |
| ареол в ряду 10 мкм* | 34.4—66.6 | 39.3—57.5 | 4—12 | 1.1—1.6 | 1.9 | 7.0 |
| выростов в 10 мкм* | 2.1—5.1 | 2.6—3.7 | 6—17 | 1.2—2.1 | 2.4 | 10.6 |
| ареол на конце штрихов | 2—3 | 2—2.4 | 0—20 | 1—1.5 | 1.5 | 8.7 |

Примечание. K — соотношение максимального значения признака в выборке к минимальному, $M_{CV}$ — среднее значение коэффициента вариации, остальные обозначения см. табл. 1.

в оз. Дагов (Германия) приводят микрофотографии (СЭМ) створок *S. delicatus* (Plate 2, Figs. 1—12; Plate 3, Figs. 1—5) диаметром 4.7—8.2 мкм. Причем на одних микрофотографиях створки плоские, на других — выпуклые или вогнутые в центре. По нашему мнению, на них изображен *S. makarovae*, так как такой размерный диапазон и гетеростворчатость панциря характерны именно для этого вида (табл. 2; Генкал, 1992, табл. IX, рис. 3—6). Другие диагностические признаки, которые приводит S. Casper с соавт. (1988) для *S. delicatus*, также совпадают с диагнозом *S. makarovae* (ср. табл. 1). Между *S. delicatus* и *S. makarovae* имеется различие в числе опор у краевых выростов. У последнего краевые выросты имеют по две опоры, для *Cyclostephanos tholiformis* Stoermer, Håkansson et Theriot (= *Stephanodiscus delicatus*; Генкал, 2004) характерно наличие трех опор. S. Casper, W. Scheffler (1990) в своей публикации, посвященной изучению *S. delicatus* (Genkal) Casper et Scheffler из того же оз. Дагов, демонстрируют две опоры у краевых выростов. Между *S. delicatus* и *S. makarovae* имеется гиатус и по количественным признакам. У последнего средние значения диаметра створки, числа штрихов в 10 мкм и числа краевых выростов с опорами составляли соответственно 3.7 мкм, 24 и 4.3 в исследованной нами популяции, у *S. delicatus* — 8.8 мкм, 15.1 и 6.9 (Генкал, 1978а, 1985). Все выше сказанное свидетельствует в пользу того, что форма из оз. Дагов по качественным и количественным признакам относится к *S. makarovae*, который имеет большое сходство с нежноструктурным морфотипом *S. minutulus* (Генкал, Корнева, 1990; Генкал 1992; Поповская, Генкал, Лихошвай, 2002). Вероятно, именно по этой причине отсутствуют находки *S. makarovae* в водоемах Европы и Северной Америки, за исключением единственной из оз. Мичиган (Генкал, Поповская, 1997), поскольку последний ошибочно относят к *S. minutulus*. Однако эти два вида хорошо различаются по числу опор у краевых выростов (*S. makarovae* — 2, *S. minutulus* — 3), а также по популяционным характеристикам (табл. 1), особенно числу штрихов в 10 мкм (средние значения 8—12.8), числу ареол в ряду в 10 мкм (средние значения 26.9—39.4), числу ареол на конце штриха (средние значения 2.4—3.2) (Генкал, 1993).

Кроме *S. delicatus* и *S. minutulus*, *S. makarovae* имеет сходство с *S. hankensis* Genkal et Schur (Генкал, Щур, 2000). *S. hankensis* в отличие от *S. makarovae* имеет более многорядные штрихи (2—5 ареол на конце штриха) и у него ребра доходят до края створки, а не до ее загиба.

*S. makarovae* встречается в течение всего вегетационного сезона вместе с другими мелкоразмерными центрическими диатомовыми водорослями (*Cyclotella pseudostelligera* Hust., *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möller, *S. invisitatus*, *S. delicatus* Genkal, *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round), максимального развития (до нескольких сотен тыс. кл/л) достигает весной и осенью в мезотрофно-эвтрофных водоемах при температуре воды 10—16 °C и pH 6—8.8. Вместе с тем мы наблюдали *S. makarovae* в реках Обь и Дунай в зимний период при температуре воды около 1 °C. *S. makarovae* — пресноводный вид, но зафиксирован нами и в солоноватых водах (Обская и Тазовская губы, Северный Каспий) при солености до 5 ‰.

Вид обнаружен в Куршском заливе; реках Неман, Дейма, Преголь, Ижора, Нева, Вятка, Обь, Иртыш, Селенга, Баргузин, Ингода, Верхняя Ангара, Турка, Большая Речка, Амур, Енисей, Нижняя и Подкаменная Тунгуска, Анадырь, Колыма, Дунай; Обской и Тазовской губах; водоемах Эстонии и Карелии, Малоземельской тундры, Новой Земли, Среднего Урала; Ладожском и Белом озерах, озерах Сиверское, Плещеево, Байкал, Сонг-Кель (Западный Тянь-Шань), Севан; Волжских, Иркутском и Киевском водохранилищах.

## Заключение

Количественные и качественные признаки у *Stephanodiscus makarovae* варьируют в значительной степени (CV — 0—29 %), при этом наиболее стабильными оказались элементы ультраструктуры створки (число штрихов и ареол в 10 мкм).

*S. makarovae* имеет широкое распространение в Евразии и, вероятно, в Северной Америке.

Вид развивается преимущественно в мезотрофно-эвтрофных водоемах и вегетирует в течение всего года, включая и зимний период.

*S. makarovae* имеет сходство с *S. delicatus*, *S. minutulus*, *S. hankensis*, что необходимо учитывать при идентификации мелкоразмерных представителей рода *Stephanodiscus.*

## Благодарности

Выражаю благодарность коллегам, предоставившим свои материалы: В. Н. Вехову, Л. Г. Корневой, А. Е. Кузьминой, Е. Н. Лабунской, Т. М. Михеевой, В. В. Однопалому, Э. А. Штине, В. И. Щербаку и др.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Балонов И. М.* Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

*Генкал С. И.* К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour. emend. Hasle (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 848—851.

*Генкал С. И.* Новый вид из рода *Stephanodiscus Ehr.* (*Bacillariophyta* ) // Новости систематики низших растений. 1978а. Т. 15. С. 11—14.

*Генкал С. И.* К методике подсчета ареол на створках представителей класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1978б. Т. 63. № 3. С. 367—369.

*Генкал С. И.* Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*) // Новости систематики низших растений. 1985. Т. 22. С. 30—32.

*Генкал С. И.* Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 1. С. 51—56.

*Генкал С. И.* Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

*Генкал С. И.* Внутривидовая изменчивость пресноводных диатомовых водорослей класса *Centrophyceae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 41 с.

*Генкал С. И.* Таксономия мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*). 1. *Stephanodiscus delicatus* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 126—134.

*Генкал С. И., Корнева Л. Г.* Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 219—236.

*Генкал С. И., Поповская Г. И.* Материалы к флоре диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) оз. Мичиган // Биол. внутр. вод. 1997. № 2. С. 92—94.

*Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В.* Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

*Genkal S.* Quantitative estimation of diatom algae using the scanning and transmission electron microscopes // Diatom Research. 1989. Vol. 4. N 2. P. 249—254.

*Genkal S., Korneva L.* A simple method to assess the number of diatoms using TEM // Arch. Hydrobiol. 1992. Vol. 124. N 3. P. 357—366.

*Casper J. S., Scheffler W. Cyclostephanos delicatus* (Genkal) Casper et Scheffler comb. nov. from waters in northen part of Germany // Arch. Protistenkd. 1990. Vol. 138. P. 304—312.

*Casper J. S., Scheffler W., Augsten K., Peschke T.* Some observations on the *Stephanodiscus hantzschii-group* (*Bacillariophyta*) in waters of the GDR. III. *Stephanodiscus delicatus* and *S. rugosus* in Lake Dagow? // Limnologica (Berlin). 1988. Vol. 19. N 2. P. 27—34.

## SUMMARY

On the basis of a study of the type and other materials, the variability of morphological features, wide ecological valency and wide range of distribution of *Stephanodiscus makarovae* are shown. This allowed to broaden the species diagnosis.

---

УДК 582.26 : 581.4 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

© **О. Г. Шевченко, Т. Ю. Орлова**

# МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*), ДОМИНИРУЮЩИХ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД В ЯПОНСКОМ МОРЕ

O. G. SHEVCHENKO, T. Yu. ORLOVA. MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF THE *CHAETOCEROS* (*BACILLARIOPHYTA*) SPECIES DOMINATING IN WINTER-SPRING SEASON IN THE SEA OF JAPAN

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Тел. (4232)317107
E-mail: shevol@imb.dvo.ru
Поступила 09.11.2005
Окончательный вариант получен 29.03.2006

В зимне-весенний период в фитопланктоне Японского моря доминируют *Chaetoceros debilis*, *C. decipiens* и *C. pseudocrinitus*. С помощью электронной микроскопии изучена их морфология. Для каждого вида приводится описание, обсуждаются особенности морфологического строения, даны таблицы микрофотографий. Впервые в отечественной литературе приводится описание *C. pseudocrinitus*, полученное с помощью трансмиссионного электронного микроскопа. Представлены данные по сезонной динамике видов в Амурском заливе Японского моря в период исследования 1996—1998 гг.

Ключевые слова: *Chaetoceros*, морфология, зимне-весенний период, плотность, Японское море.

Род *Chaetoceros* Ehr., описанный Эренбергом в 1844 г. (Ehrenberg, 1844), объединяет 175 видов и внутривидовых таксонов (VanLandingham, 1968), подавляющее большинство которых является представителями морского планктона и 5 оби-

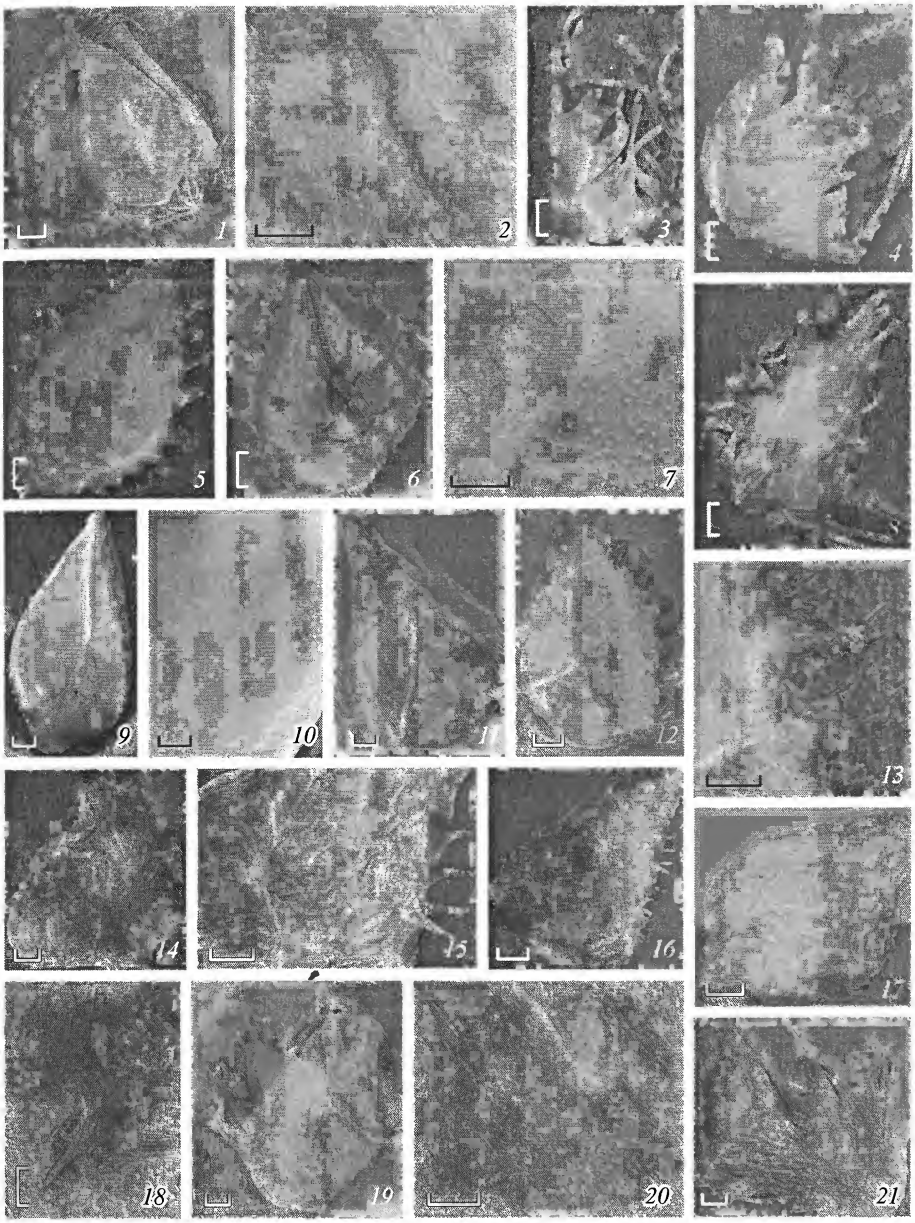


Таблица I. Эремы представителей родов *Eritrichium* и *Amblynotus*.

*1*, *2* — *Eritrichium nanum*; *3* — *E. aretioides*; *4* — *E. jacuticum*; *5*—*7* — *E. karavaevii*; *8* — *E. uralense* subsp. *krascheninnikovii*; *9*, *10* — *Amblynotus rupestris*; *11* — *E. baicalense*; *12*, *13* — *E. subrupestre*; *14*, *18* — *E. caespitosum*; *15*—*17*, *21* — *E. jenissiense*; *19*, *20* — *E. alpinum*. *1* — общий вид ценобия; *3*, *5*, *8*, *14* — общий вид эрема со стороны спинки; *6*, *9*, *17* — общий вид эрема с брюшной стороны; *4*, *11*, *12*, *16*, *19* — вид эрема сбоку; *21* — низкопирамидальный карпобазис со столбиком и одним эремом; *2*, *7*, *10*, *13*, *15*, *18*, *20* — фрагменты поверхности эремов с различным типом ультраструктуры (ул.): *2* — ровная с сетчато-ямчатой ул.; *7*, *13* — ровная с мелкошиповатой ул.; *15* — складчато-морщинисто-остробугорчатая с шиповатой ул.; *18* — гребенчато-шиповатая с шиповатой ул.; *20* — складчатая с извилисто-морщинистой ул. Масштабные линейки, мкм: *1*, *3*—*6*, *8*, *11*, *12*, *14*, *16*, *17*, *19*, *21* — 300; *9* — 200; *2*, *7*, *10*, *13*, *15*, *18*, *20* — 100.

*К с. 233*

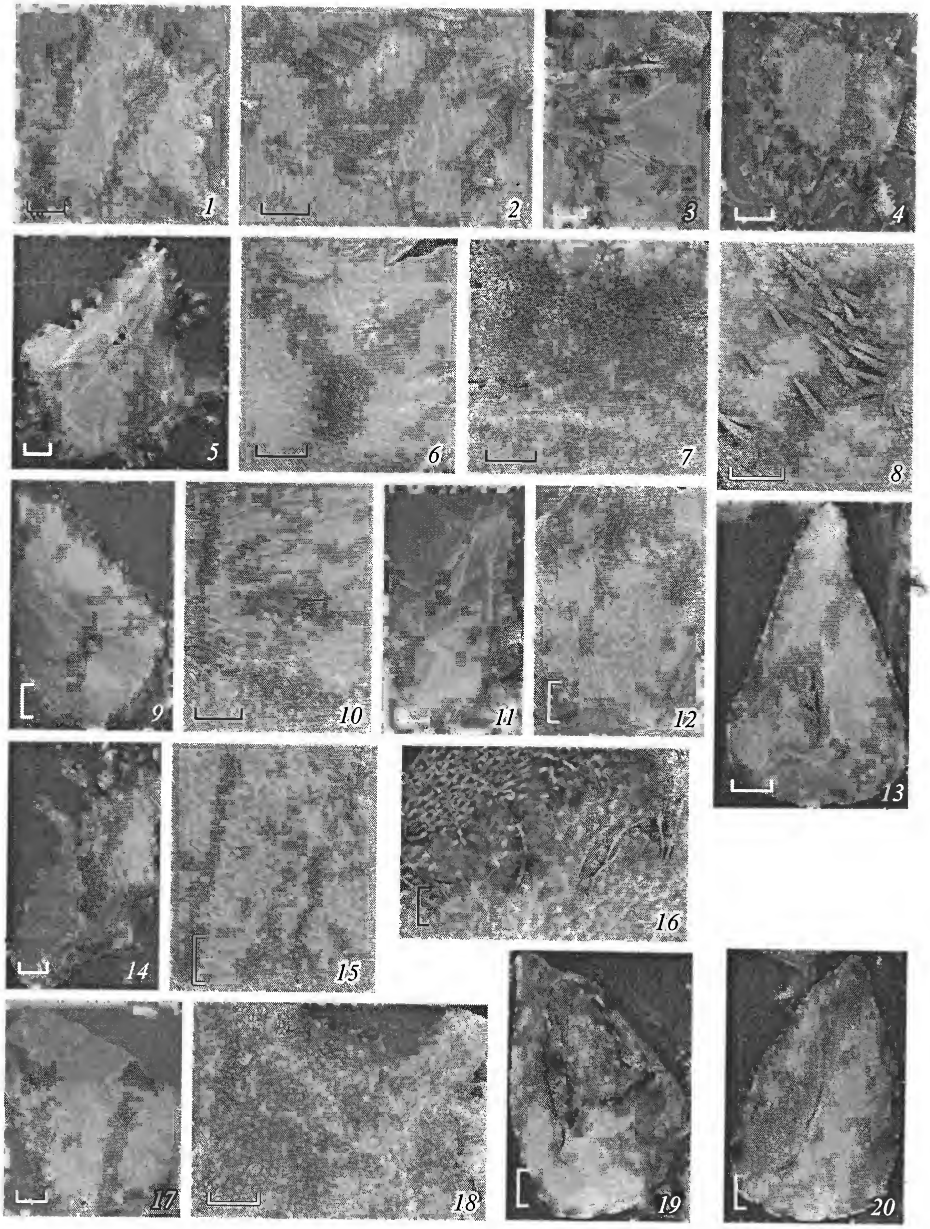


Таблица II. Эремы представителей родов *Eritrichium* и *Microula*.

*1—3* — *Eritrichium pamiricum*; *4, 8* — *E. pseudolatifolium*; *5, 6* — *E. relictum*; *7, 13* — *E. turkestanicum*; *9, 10* — *E. subjacquemontii*; *11, 12* — *E. pseudostrictum*; *14, 15* — *E. canum*; *16, 19, 20* — *Microula sikkimensis*; *17, 18* — *M. diffusa*. *1, 4* — общий вид ценобия; *17, 19* — общий вид эрема со стороны спинки; *5, 9, 11, 13, 14, 20* — общий вид эрема с брюшной стороны; *2, 6—8, 10, 12, 15, 16, 18* — фрагменты поверхности эремов с различным типом ультраструктуры (ул.): *2, 15* — ровная волосистоопушенная с шиповатой ул.; *6* — ровная голая с мелкошиповато-морщинистой ул.; *7* — ровная голая с сетчато-ячеисто-шиповатой ул.; *8* — ровная волосистоопушенная с сетчато-ячеисто-шиповатой ул.; *10* — ровная голая с шиповатой ул.; *12* — ровная волосистоопушенная с звездчато-шиповатой ул.; *16* — ровная рассеянно волосистоопушенная с густо-шиповатой ул.; *18* — крупнобугорчатая с густососочково-шиповатой ул.; *3* — якорный шипик с крючками на поверхности. Масштабные линейки: *1, 4* — 1 мм; *5, 9, 11, 13, 14, 17, 19, 20* — 300 мкм; *2, 3, 6—8, 10, 12, 15, 16, 18* — 100 мкм.

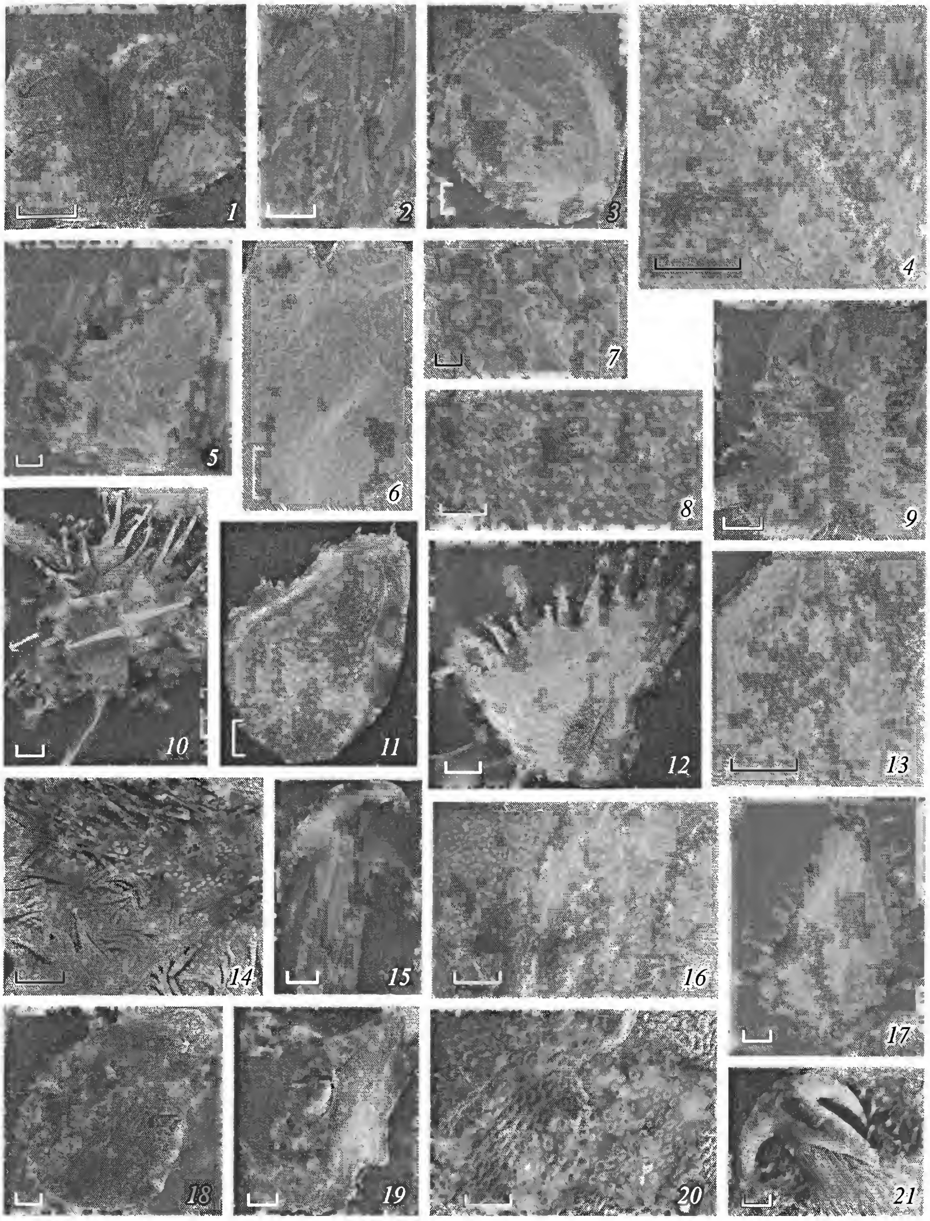


Таблица III. Эремы представителей подтрибы *Eritrichiinae*.

*1*, *2* — *Stephanocaryum popovii*; *3*, *4*, *7* — *S. olgae*; *5*, *6* — *Eritrichium villosum*; *8*, *9* — *Hackelia patens*; *10*, *14*, *15* — *H. popovii*; *11—13* — *H. deflexa*; *16*, *17* — *H. thymifolia*; *18—21* — *H. mexicana*. *1*, *10* — общий вид ценобия; *9*, *11*, *18* — общий вид эрема со стороны спинки; *12*, *17*, *19* — общий вид эрема с брюшной стороны; *3*, *5* — вид эрема сбоку; *15*, *21* — якорное окончание шипов; *2*, *4*, *6—8*, *13*, *14*, *16*, *20* — фрагменты поверхности эремов с различным типом ультраскульптуры (ул.): *2* — ровная волосистоопушенная; *4*, *14* — ровная волосистоопушенная с сетчато-ячеисто-шиповатой ул.; *6*, *7* — ровная с сетчато-ячеисто-шиповатой ул.; *8*, *13*, *16* — остробугорчатая с шиповатой ул.; *20* — крупноскладчатая с пупырчатой ул. Масштабные линейки, мкм: *1*, *9* — 1 мм; *3*, *5*, *10—12*, *17—19* — 300; *2*, *4*, *6*, *8*, *13*, *14*, *16*, *20* — 100; *15*, *21* — 30; *7* — 10.

*К с. 233*

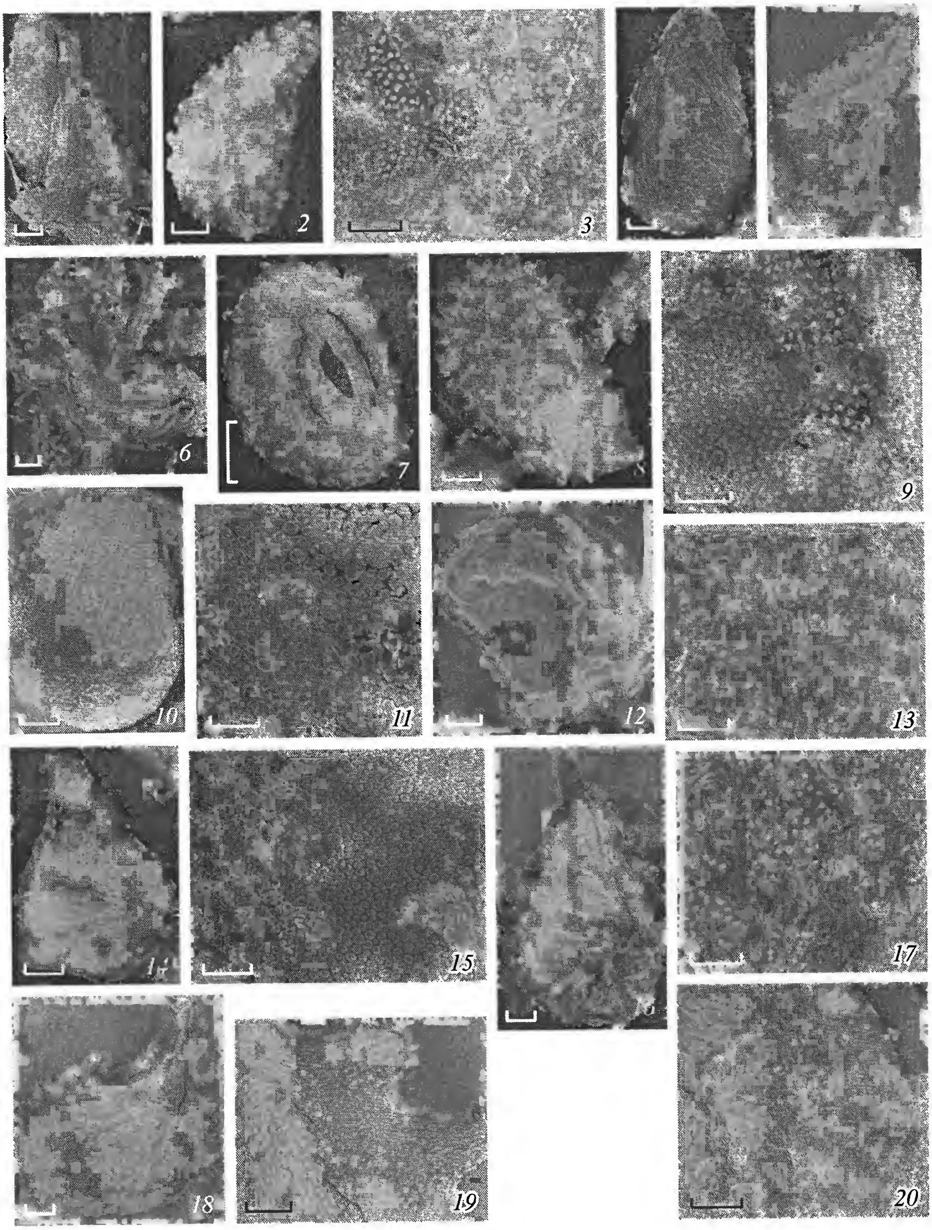


Таблица IV. Эремы представителей родов *Anoplocaryum*, *Bothriospermum*, *Heliotropium*, *Mertensia*.

*1—3* — *Anoplocaryum helenae*; *4* — *A. turczaninowii*; *5, 20* — *A. compressum*; *6—9* — *Bothriospermum zeylanicum*; *10, 11* — *Heliotropium ellipticum*; *12, 13* — *Bothriospermum chinense*; *14, 15* — *Anoplocaryum tenellum*; *16—19* — *Mertensia rivularis*. *1, 6* — форма карпобазиса: *1* — пирамидальная, *6* — плоская (со столбиком); *2, 8, 10, 14, 18* — общий вид эрема со стороны спинки; *5, 7, 16* — общий вид эрема с брюшной стороны; *4, 12* — вид эрема сбоку; *3, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 20* — фрагменты поверхности эремов с различным типом ультраскульптуры (ул.): *3, 20* — извилисто-складчато-бородавчатая с шиповатой ул.; *9* — бугорчатая с шиповатой ул.; *11, 15* — пупырчатая ул.; *13* — волнистая с шиповатой ул.; *17, 19* — остробугорчатая с шиповатой ул. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 18* — 300; *3, 6, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 20* — 100.

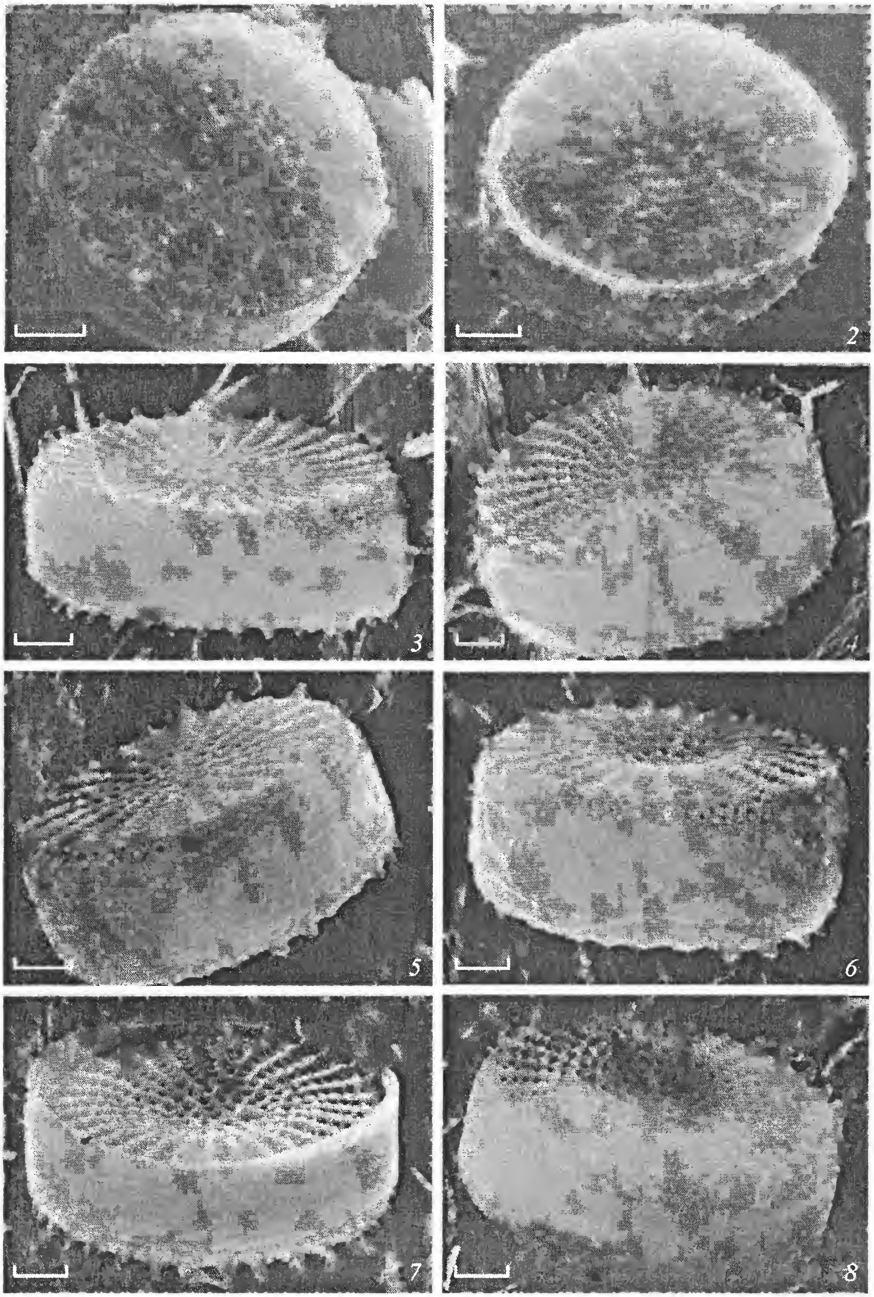


Таблица I. *Stephanodiscus makarovae* (СЭМ).

*1*—*8* — изменчивость рельефа наружной поверхности створки: *3*—*6* и *7*, *8* створки одного панциря. *1* — створки с выпуклым центром; *2*—*5* — плоские створки; *6*—*8* — створки с вогнутым центром. *1*, *2* — Иваньковское водохранилище; *3*—*8* — р. Сутка. Масштабные линейки: *1*—*8* — 1 мкм.

*К с. 242*

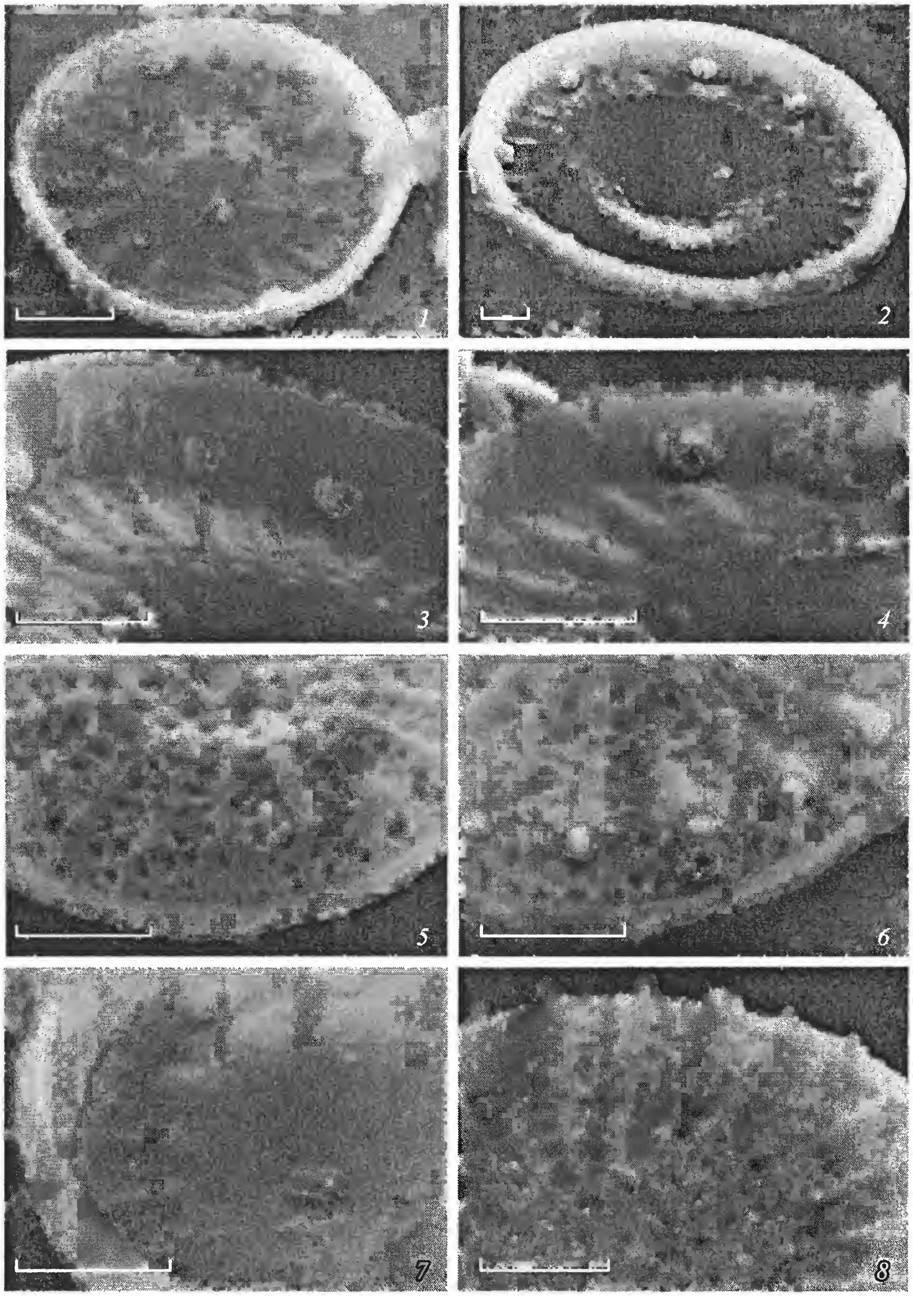


Таблица II. *Stephanodiscus makarovae* (СЭМ).

*1*, *2* — створки с внутренней поверхности; *3* — двугубый и краевой выросты, ареолы с внутренней поверхности; *4* — краевой вырост с внутренней поверхности; *5* — центральный вырост, загиб створки с наружной поверхности; *6* — шипы, краевой вырост, загиб створки с наружной поверхности; *7* — центральный и краевой выросты с внутренней поверхности; *8* — центральный вырост, штрихи с наружной поверхности. *1*, *4—7* — Иваньковское водохранилище; *2* — оз. Плещеево; *3*, *8* — р. Неман. Масштабные линейки: *1—8* — 1 мкм.

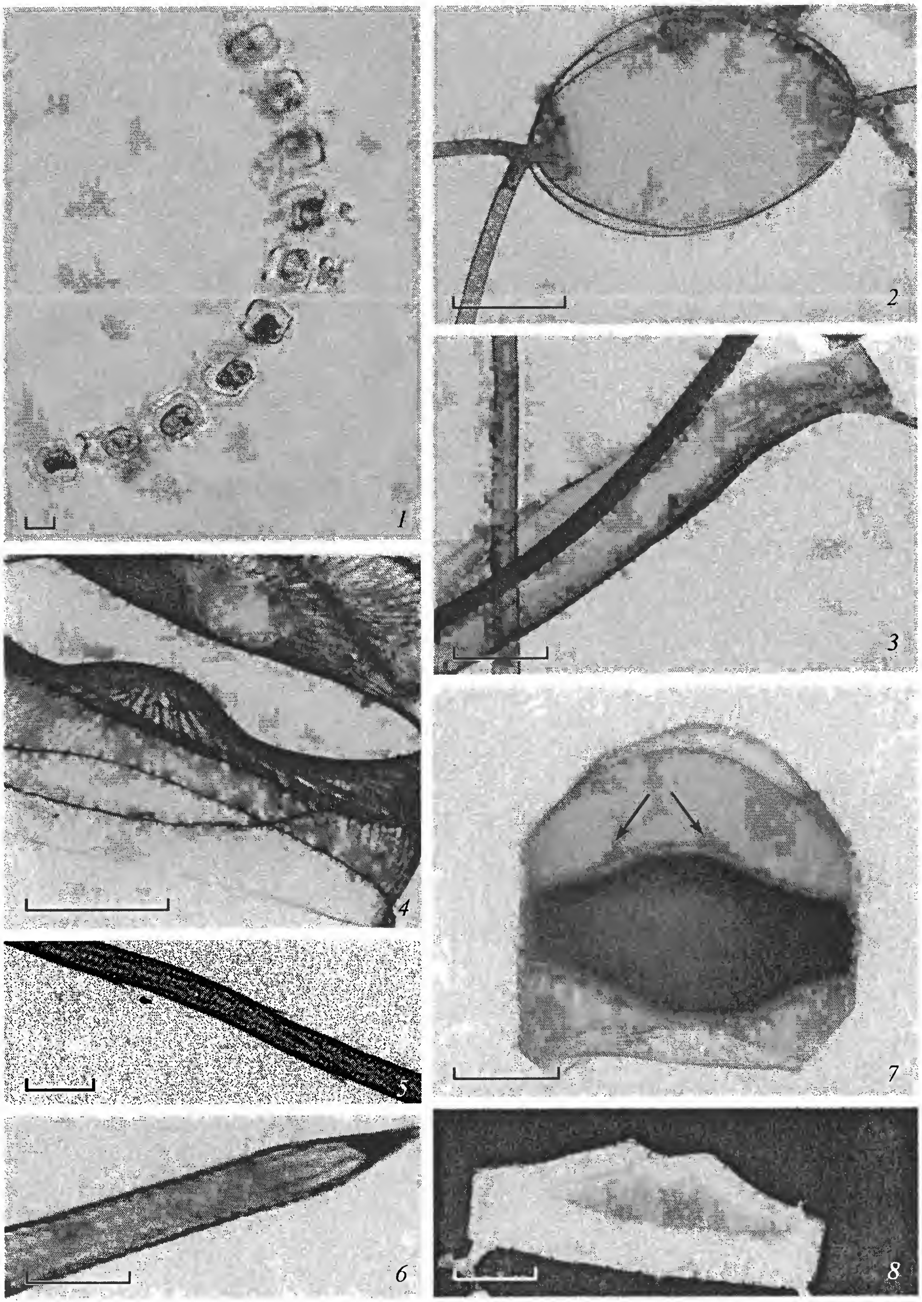


Таблица I. *Chaetoceros debilis*.

*1* — изогнутая цепочка, щетинки направлены наружу от центральной оси цепочки; *2* — промежуточная створка эллиптической формы, структура из радиально расходящихся ребер; *3* — фрагмент конечной створки, двугубый вырост расположен эксцентрично; *4* — соединение смежных створок, окно низкое, сжатое в центре; *5* — средняя часть промежуточной щетинки, спиральные ряды мелких пор и шипиков; *6* — кончик промежуточной щетинки; *7* — покоящаяся спора в материнской клетке, первичная створка с одной выпуклостью в центре и двумя шипами (указаны стрелками), вторичная створка гладкая; *8* — покоящиеся споры, первичная створка с двумя возвышенностями, вторичная створка почти плоская. *1* — СМ, *2—7* — ТЭМ, *8* — СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *7*, *8* — 10; *3*, *4* — 5; *5*, *6* — 1.

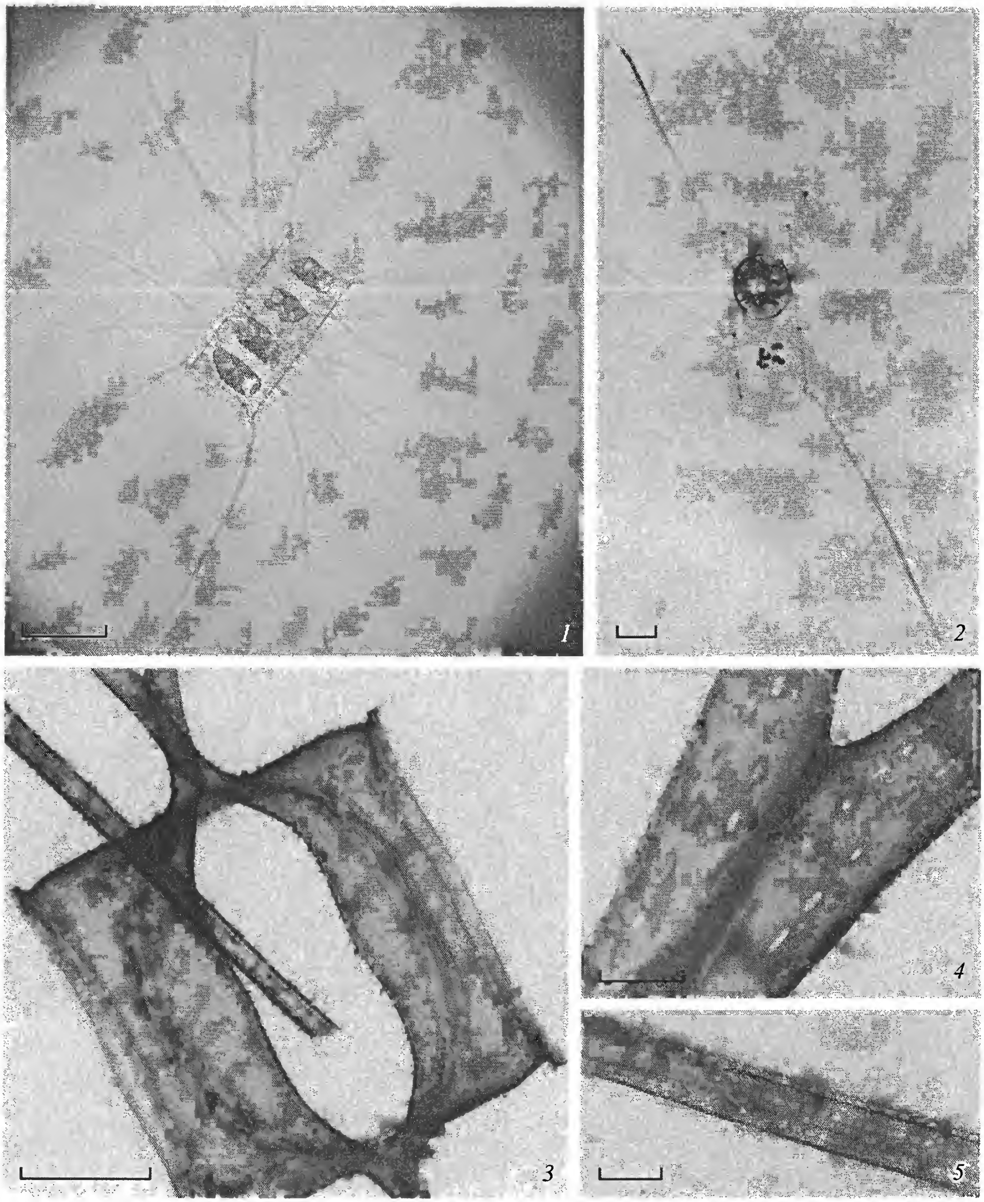


Таблица II. *Chaetoceros decipiens*.

*1* — цепочка, окна низкие, широкие, овальные или шестиугольные, хлоропласты многочисленные; *2* — цепочка из двух клеток, в верхней клетке сформирована покоящаяся клетка; *3* — смежные створки, по краю створки гиалиновый гребень, загиб высокий, мелкие поры на поверхности и загибе створки, щетинки, сросшиеся у основания; *4* — соединение промежуточных щетинок, продольные ряды вытянутых пор; *5* — средняя часть промежуточной щетинки, на гранях ряды мелких пор, по краю ряд шипиков. *1*, *2* — СМ; *3*—*5* — ТЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3* — 10; *4*, *5* — 1.

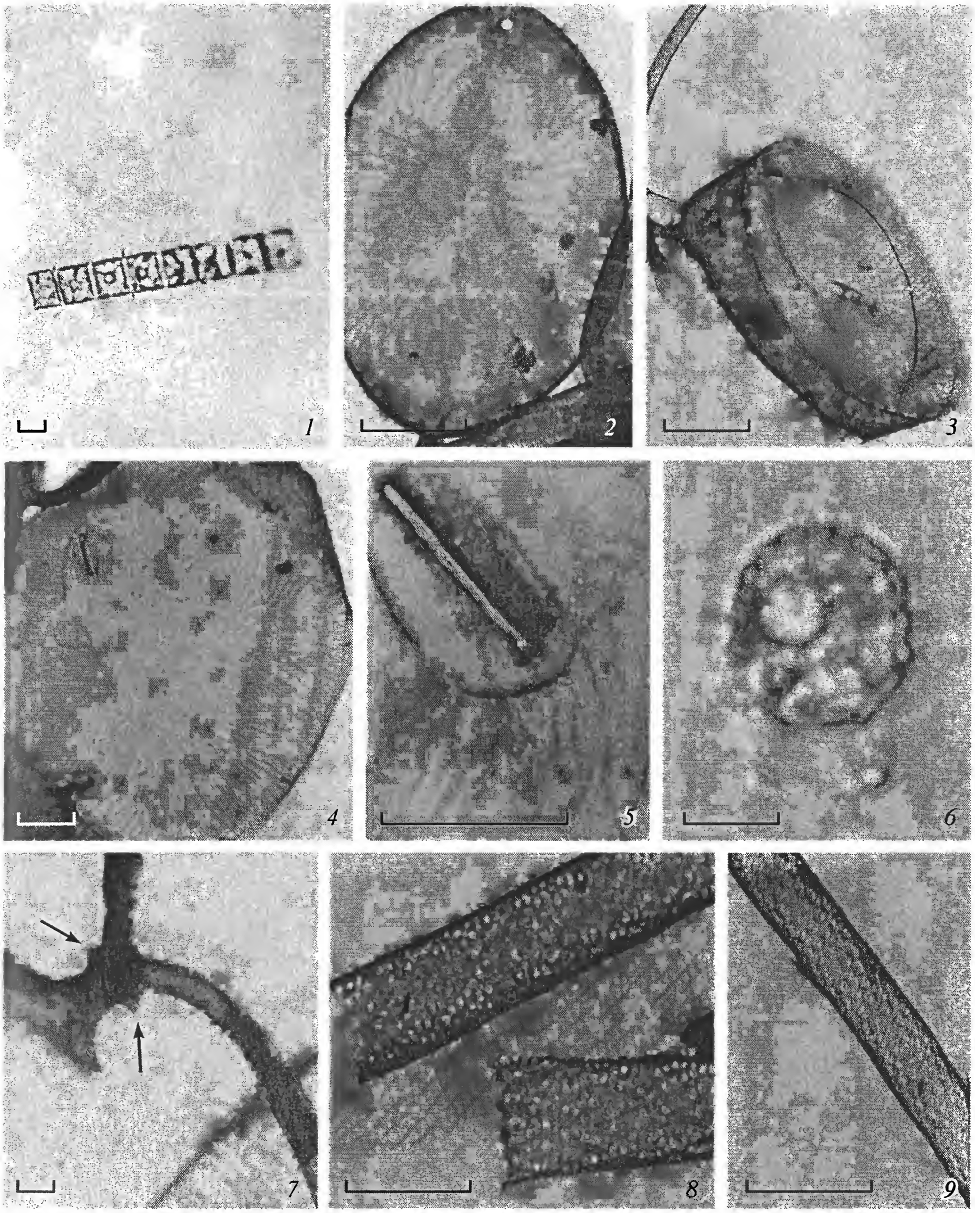


Таблица III. *Chaetoceros pseudocrinitus*.

*1* — прямая цепочка, окна щелевидные, в клетке один крупный хлоропласт; *2* — промежуточная створка эллиптической формы, структура из радиально расходящихся от аннулюса ребер; *3* — промежуточная створка с внутренней поверхности, структура из дихотомически ветвящихся ребер, загиб створки; *4* — конечная створка с внутренней поверхности, двугубый вырост расположен эксцентрично; *5* — двугубый вырост крупный, щелевидный; *6* — покоящиеся споры покрыты шипами, первичная створка сильно выпуклая, вторичная створка слабо выпуклая; *7* — соединение смежных щетинок, выросты возле основания (указаны стрелками); *8* — щетинки округлые в поперечном сечении, структура из перекрученных вокруг оси щетинки ребер; *9* — промежуточная щетинка, ряды мелких пор, шипики по спирали. *1*, *6* — СМ; *2—5*, *7—9* — ТЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *6* — 10; *4*, *5*, *7—9* — 1.

*К ст. Б. И. Павлюткина, с. 296*

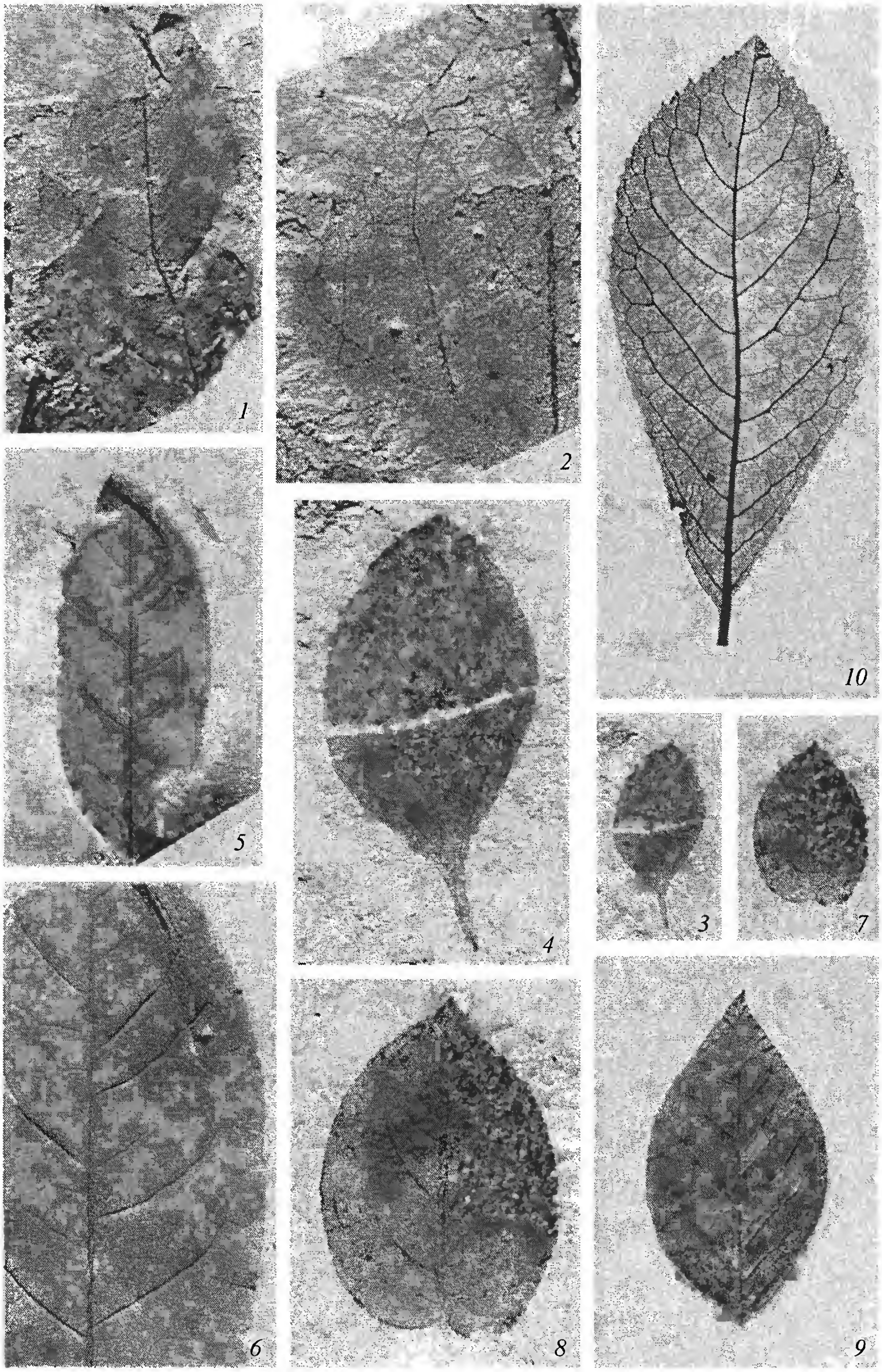


Таблица I.

*1* — *Clethra maximowiczii*, кол. 9206, обр. 413; *2* — то же, фрагмент, ×3.0; *3* — *Rhododendron minasense*, кол. 9206, обр. 261; *4* — то же, ×2.5; *5* — *Rhododendron voznovicum* (голотип), кол. 9206, обр. 236; *6* — то же, фрагмент, ×2.5; *7* — *Lyonia voznovica*, кол. 9206, обр. 41; *8* — то же, ×2.0 (голотип); *9* — *Lyonia ovalifolia* (Wall.) Druce (совр., Хонсю, кол. автора), *10* — *Clethra barbinervis* (совр., Хонсю, кол. автора).

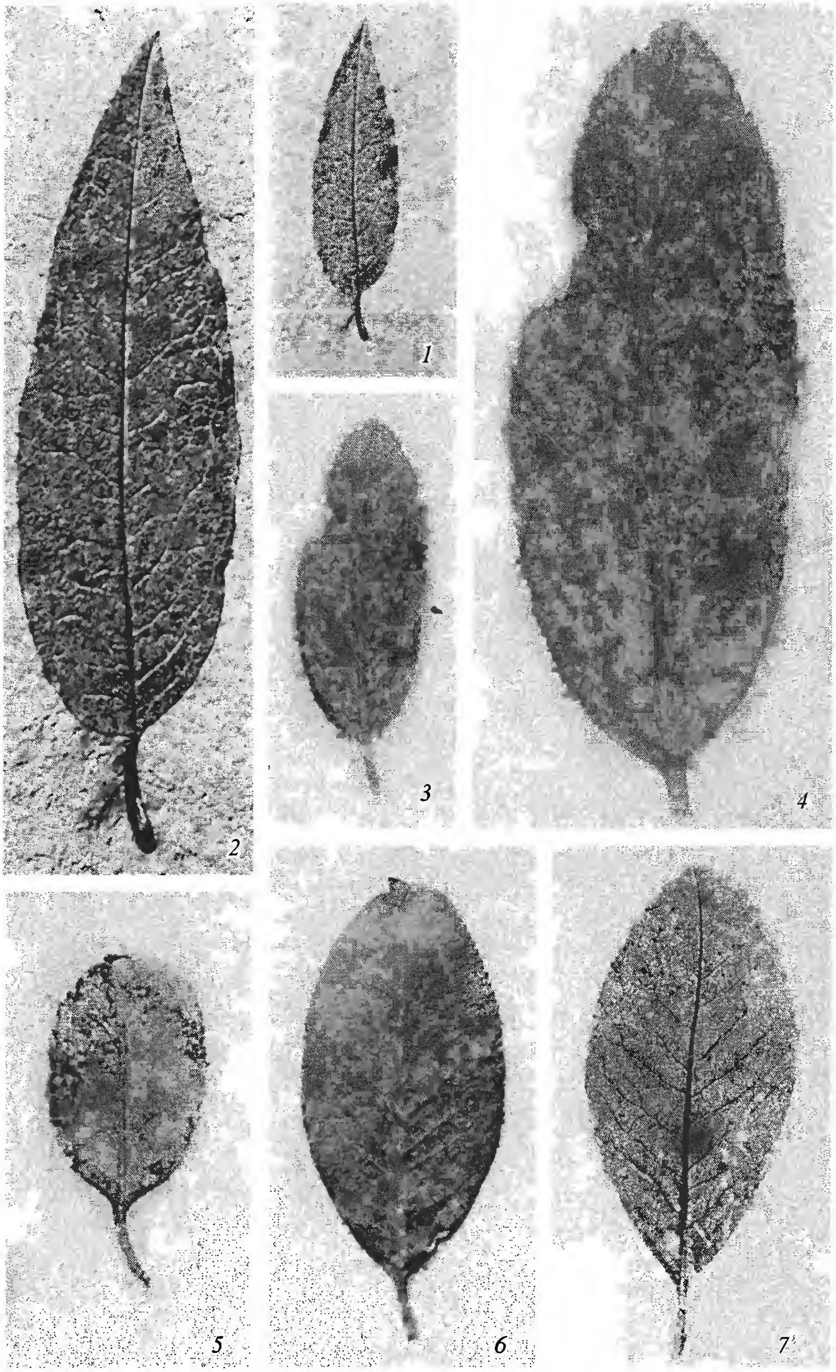
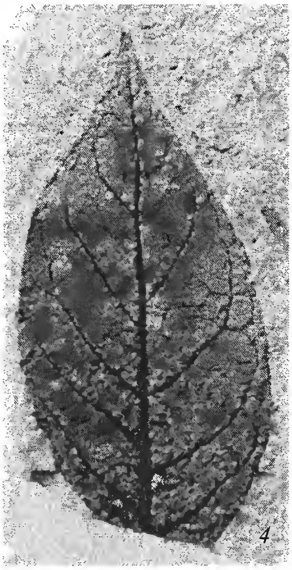
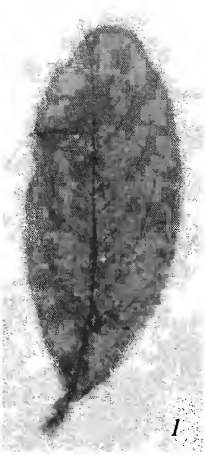


Таблица II.

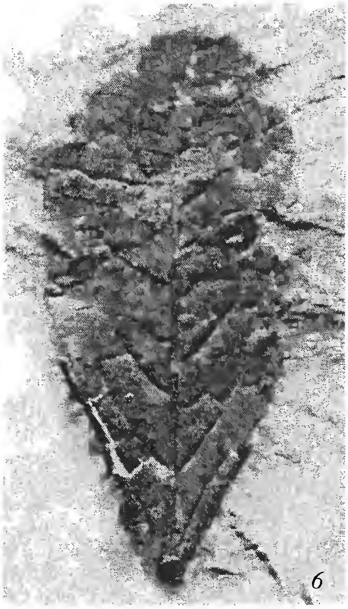
*1* — ***Rhododendron bogopolense***, кол. 9206, обр. 54; *2* — то же, ×3.0 (голотип); *3* — ***Arbutus primorica***, кол. 9206, обр. 49; *4* — то же, ×2.3 (голотип); *5* — обр. 103; *6* — ***Arbutus andrachne*** (совр., Крым, кол. автора); *7*— то же, Никитский ботанический сад, из кол. Т. Н. Байковской.



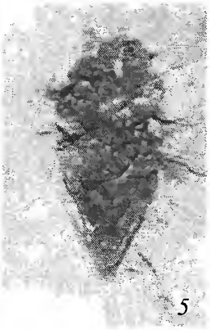
*4*



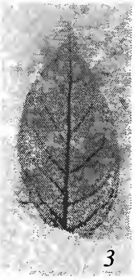
*1*



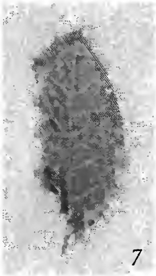
*6*



*5*

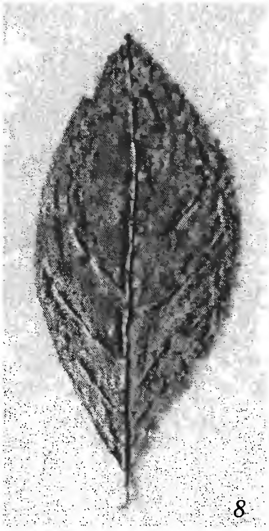


*3*

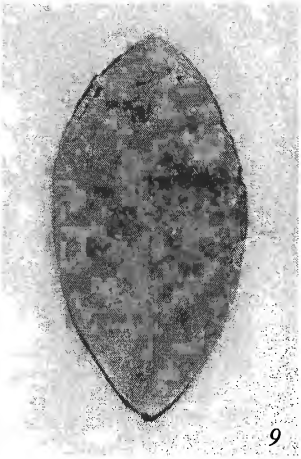


*7*

*2*



*8*



*9*

Таблица III.

*1* — ***Diospyros anomala*** (голотип), кол. 9206, обр. 252; *2* — то же, фрагмент, ×2.5; *3* — ***Menziesia protopentandra***, кол. 9206, обр. 363; *4* — то же, ×2.5 (голотип); *5* — ***Gaultheria primorica***, кол. 9206, обр. 356; *6* — то же, ×2.0 (голотип); *7* — ***Rhododendron voznovicum***, кол. 9206, обр. 301; *8* — ***Menziesia pentandra***, ×1.75 (совр., Курилы, кол. автора); *9* — ***Gaultheria miqueliana***, ×2.0 (совр., Южные Курилы, кол. автора).

тают в пресных водах. Для Японского моря отмечено 75 таксонов *Chaetoceros* (Орлова и др., 2003). Количественный состав и сезонная динамика видов рода исследованы достаточно полно. Многолетние исследования показали, что типичными доминантами зимнего и/или зимне-весеннего «цветения» фитопланктона в прибрежной зоне залива Петра Великого являются *C. debilis* и *C. pseudocrinitus* (Киселев, 1934; Коновалова, 1979; Орлова, 1984; Паутова, Силкин, 2000; Шевченко и др., 2004), в открытой и прибрежной частях Японского моря — *C. decipiens* (Киселев, 1934; Мещерякова, 1954; Kawarada, 1965; Орлова, 1984; Коновалова и др., 1989). Массовое развитие *Chaetoceros* в зимний период наблюдается на фоне «цветения» *Thalassiosira nordenskioeldii*, плотность которой достигает 88 % от общего числа клеток микроводорослей.

Однако, несмотря на существенную роль рода в планктоне Японского моря, специальные исследования, посвященные изучению морфологии доминирующих видов, немногочисленны (Орлова, 1987, 1988; Коновалова и др., 1989; Айздайчер, Орлова, 1997).

Цель работы — на основании электронно-микроскопических исследований изучить морфологию доминирующих в Японском море видов рода, а также их сезонную динамику в зимне-весенний период по данным многолетнего изучения фитопланктона Амурского залива.

## Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы фитопланктона, выполненные на мониторинговой станции, расположенной в северо-западной части Амурского залива Японского моря (43°11′ с. ш., 131°54′ в. д.). Пробы отбирали еженедельно с поверхностного горизонта в январе—мае 1996 г., декабре 1996 г.—мае 1997 г., декабре 1997—мае 1998 гг.

Сбор материала производили 2-литровым батометром Молчанова. Один литр пробы концентрировали осадочным методом или обратной фильтрацией (Суханова, 1983) и фиксировали раствором Утермеля. Численность клеток подсчитывали в счетных камерах объемами 0.05 и 1 мл (Федоров, 1979). Исследования проводили в световом микроскопе (СМ) Jenamed 2. При подготовке препаратов для электронной микроскопии очистку панцирей проводили по методике G. Hasle и G. Fryxell (1970). Тонкую структуру панциря изучали в трансмиссионном (ТЭМ) JEM-100 и сканирующем (СЭМ) JEOL-200 электронных микроскопах.

Под плотностью понимали численность клеток в литре воды. Доминирующим считали вид, плотность которого составляла не менее 20 % от общей плотности всех видов в сообществе (Коновалова, 1984).

В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Предложения..., 1977; Ross et al., 1979), с уточнениями и дополнениями, приведенными для рода *Chaetoceros* (Rines, Hargraves, 1988; Hernández-Becerril, 1996).

## Результаты и обсуждение

В зимне-весенний период 1996—1998 гг. в фитопланктоне Амурского залива Японского моря доминировали 3 вида *Chaetoceros*: *C. debilis*, *C. decipiens* и *C. pseudocrinitus*. Ниже приводим их дополненные описания.

## *Chaetoceros debilis* Cleve (табл. I, *1—8*)

Cleve, 1894: 13, pl. 1, 2; Rines, Hargraves, 1988: 72, figs 143—147; Hernández-Becerril, 1996: 58, pls 46, 47; Jensen, Moestrup, 1998: 37, figs 117—121.

Клетки 12—30 мкм шир., 10—25 мкм выс., в спирально закрученных цепочках. Хлоропласт один, крупный, пластинчатый (табл. I, *1*). Окна высокие, от овальных до шестиугольных, сжатые в центре (табл. I, *4*).

Створки эллиптические, плоские или слегка выпуклые (табл. I, *2—4*). Загиб створки низкий (табл. I, *3*, *4*). На конечной створке эксцентрично расположен крупный щелевидный двугубый вырост (табл. I, *3*). Промежуточные створки без двугубых выростов (табл. I, *2*, *4*). На лицевой части створки от аннулюса радиально расходятся дихотомически ветвящиеся ребра (табл. I, *2*, *3*). По краю створки — гиалиновый гребень (табл. I, *2*). Поясок с многочисленными соединительными ободками, структура которых представлена вертикальными слегка изогнутыми гиалиновыми ребрами.

Щетинки тонкие, длинные, с четко выраженной базальной частью, округлые в поперечном сечении, отходят от углов створки, пересекаются по краю цепочки, направлены наружу по спирали (табл. I, *2*). Промежуточные щетинки расходятся под углом 20—70° к оси цепочки. Конечные щетинки более толстые и короткие, дугообразно изогнуты у основания, направлены параллельно оси цепочки. Структура промежуточных и конечных щетинок сходная. На щетинках продольные изогнутые ряды пор и расположенные по спирали небольшие шипики (табл. I, *5*, *6*).

Покоящиеся споры с выпуклыми створками. Первичная створка с 1 или 2 выпуклостями в центре и двумя шипами. Вторичная створка гладкая (табл. I, *7*, *8*).

Экология. За период исследования *C. debilis* встречался с декабря по май, при температуре воды −1.8—16 °C и солености 23—34 ‰, плотность варьировала от 30 кл/л до 312 тыс. кл/л. Массовое развитие отмечали подо льдом Амурского залива в январе, на долю вида приходилось 16—56 % от общего числа клеток фитопланктона. Пик плотности наблюдали в середине апреля — 312 тыс. кл/л (42 %) в период таяния льда.

Примечание. Морфология *C. debilis* из Амурского залива в целом соответствует приводимым в литературе описаниям. Нами отмечены споры с двумя выпуклостями на первичной створке (табл. I, *8*), что согласуется с литературными данными (Rines, Hargraves, 1988; Jensen, Moestrup, 1998). Однако у обнаруженных нами экземпляров шипы отсутствовали. Наличие или отсутствие шипов на поверхности первичной створки споры *C. debilis* обсуждается в работе Hargraves (1979) и, вероятно, является довольно изменчивым признаком у этого вида.

## *Chaetoceros decipiens* Cleve (табл. II, *1—6*)

Cleve, 1873: 11, fig. 5; Evensen, Hasle, 1975: 161, figs 55—69; Орлова, 1987: 70, табл. II, *1—4*; Hernández-Becerril, 1996: 27, pls 20, 21; Jensen, Moestrup, 1998: 37, figs 122—131.

Клетки 20—50 мкм шир., 20—45 мкм выс., в прямых цепочках. Хлоропласты округлые, многочисленные, мелкие. Окна широкие, овальные или шестиугольные от низких до высоких (табл. II, *1*).

Створки эллиптические, плоские или слегка вогнутые. Загиб створки высокий, с небольшой бороздой по краю (табл. II, *3*). В центре конечной створки небольшой двугубый вырост, с наружной поверхности в виде короткой трубки. Промежуточные створки без двугубых выростов. Створки с многочисленными мелкими порами, на лицевой части слабо выраженная структура из дихотомически ветвящихся ребер. По краю створки гиалиновый гребень (табл. II, *3*). Поясок низкий или отсутствует.

Щетинки толстые, грубые, длинные, отходят от углов створки, пересекаются по краю цепочки (табл. II, *3*). Щетинки смежных клеток срастаются в основании на протяжении 10—20 мкм, направлены перпендикулярно оси цепочки, затем расходятся под углом 10—20° (табл. II, *4*). Конечные щетинки более толстые и короткие, широко изогнуты у основания, направлены параллельно оси цепочки (табл. II, *1*, *2*). Щетинки в основании округлые в поперечном сечении, в дистальной части после пересечения шестиугольные. На гранях щетинки ряды крупных пор, на ребрах шипики (табл. II, *5*). На конечных щетинках шипики более грубые, расположены чаще.

Покоящиеся споры отсутствуют. Отмечено образование покоящихся клеток.

Экология. В Амурском заливе *C. decipiens* встречался на протяжении всего периода исследования при плотности 40 кл/л—441 тыс. кл/л. Массовое развитие *C. decipiens* наблюдали в весенний период. Пик развития вида — 441 тыс. кл/л отмечали в середине мая, на долю вида приходилось 82 % от плотности всех микроводорослей.

Примечание. После периода массового развития вида, в некоторых цепочках формируются клетки с содержимым округлой формы (табл. II, *2*). По нашему мнению, такие клетки являются покоящимися. Известно, что диатомовые способны формировать покоящиеся клетки без заметных морфологических изменений (Hargraves, French, 1983). Морфология обнаруженных нами покоящихся клеток *C. decipiens* соответствует приводимым в литературе описаниям, согласно которым подобные клетки отличаются от вегетативных слабой пигментацией, сморщенными фрагментированными хлоропластами и уплотненной цитоплазмой, сконцентрированной, как правило, в середине клетки (Kuwata et al., 1993; Nagai et al., 1995; Орлова, Айздайчер, 2000; Орлова и др., 2002).

### *Chaetoceros pseudocrinitus* Ostenfeld (табл. III, *1*—*9*)

Ostenfeld, 1901: 300, fig. 11; Rines, Hargraves, 1988: 87, figs 174, 177, 219; Hernández-Becerril, 1996: 53; Айздайчер, Орлова, 1997: 153, рис. 4 а—г.

Клетки 10—25 мкм шир., 12—40 мкм выс., в длинных прямых или слегка изогнутых цепочках. Хлоропласт один, пластинчатый. Окна низкие линейные, слабовыраженные (табл. III, *1*).

Створки от эллиптических до широкоэллиптических, плоские или с небольшой возвышенностью в центре (табл. III, *2*, *4*). Загиб створки высокий, с бороздой по краю (табл. III, *3*). Конечные створки с эксцентрично расположенным, четко очерченным аннулюсом, в центре которого расположен крупный щелевидный двугубый вырост (табл. III, *4*, *5*). Промежуточные створки с аннулюсом без четких границ, двугубые выросты отсутствуют (табл. III, *2*, *3*). От аннулюса радиально расходятся дихотомически ветвящиеся к краю створки ребра (табл. III, *2*, *4*). Поясок с многочисленными незамкнутыми соединительными ободками. Структура ободков представлена прямыми или слегка изогнутыми гиалиновыми ребрами с многочисленными мелкими пороидами и одиночно рассеянными крупными порами. Ребра расположены параллельно друг другу в направлении первальварной оси клетки.

Щетинки тонкие, длинные, округлые в поперечном сечении. Промежуточные щетинки перпендикулярны оси цепочки (табл. III, *1*). Конечные щетинки более толстые, дугообразно изогнуты у основания, направлены параллельно оси цепочки. Структура промежуточных и конечных щетинок сходная, представлена многочисленными спирально перекрученными вокруг оси щетинки ребрами, которые образуют четкий ромбический рисунок. На щетинках расположены ряды пор и шипики по спирали. Близ основания промежуточных щетинок отмечены небольшие выросты (табл. III, *7*).

Покоящиеся споры с неравновыпуклыми створками, покрыты мелкими шипиками (табл. III, *6*).

Экология. На исследованной акватории вид отмечен с декабря по май при плотности от 200 кл/л до 300 тыс. кл/л, доминировал в планктоне в зимний и весенний периоды. В январе—феврале плотность изменялась от 2 до 72 тыс. кл/л (26 %). В марте—апреле наблюдалось второе повышение плотности вида с пиком в середине апреля — 307 тыс. кл/л (41 %). Наблюдали межгодовую изменчивость обилия *C. pseudocrinitus*. В 1996 г. вид встречен только в январе—феврале при низкой плотности (2—12 тыс. кл/л). В 1997—1998 гг. вид отмечали в течение всего зимне-весеннего периода с максимумом в апреле.

Примечание. Размеры клеток (ширина) *C. pseudocrinitus* из Амурского залива больше приводимых в литературе (Rines, Hargraves, 1988; Hernández-Becerril, 1996; Jensen, Moestrup, 1998). У исследованных экземпляров мы наблюдали небольшие выросты близ основания промежуточных щетинок (табл. III, *7*). Это характерная морфологическая особенность *C. pseudocrinitus* из Японского моря, ранее для вида не была отмечена.

Описанные в работе виды известны как широко распространенные, развивающиеся в заметном количестве в зимне-весенний период в морях умеренных широт (Rines, Hargraves, 1988; Jensen, Moestrup, 1998). Причины развития видов комплекса «*Thalassiosira—Chaetoceros*» подо льдом залива Петра Великого достаточно полно представлены в литературе (Коновалова, Тяпкин, 1982; Коновалова, 1984, 1987; Паутова, Силкин, 2000). Это — высокая концентрация биогенов, замкнутость вертикальной циркуляции воды, низкая степень деструкции, слабая выедаемость консументами и низкие требования диатомовых водорослей к освещению. Весенняя вспышка фитопланктона, обусловленная массовым развитием видов рода *Chaetoceros*, несомненно, объясняется высокой концентрацией растворенных минеральных веществ. Известно, что Амурский залив относится к акваториям эвтрофного — экстремально-эвтрофного типа (Стоник, Селина, 1995).

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Дальневосточного отделения Российского фонда фундаментальных исследований «Мониторинг биологического разнообразия дальневосточных морей России» (проект № 06-04-96034).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Айздайчер Н. А., Орлова Т. Ю.* Развитие трех массовых видов диатомей рода *Chaetoceros* из Японского моря в условиях культуры // Биол. моря. 1997. Т. 23. № 3. С. 151—155.

*Киселев И. А.* Сезонные изменения фитопланктона в бухте Патрокл Японского моря // Бюл. Тихоокеан. Комитета АН СССР. 1934. № 3. С. 45—48.

*Коновалова Г. В.* Видовой состав и численность фитопланктона залива Посьета (Японское море) // Исследование пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток, 1979. С. 5—16.

*Коновалова Г. В.* Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. 1984. № 1. С. 13—23.

*Коновалова Г. В.* Морфология и экология доминирующей планктонной диатомеи Японского моря *Thalassiosira nordenskioeldii* Cl. // Морской и пресноводный планктон. Л., 1987. Т. 172. С. 39—45.

*Коновалова Г. В., Тяпкин В. С.* Биомасса фитопланктона в заливе Посьета Японского моря // Биол. моря. 1982. № 2. С. 12—19.

*Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А.* Атлас фитопланктона Японского моря. М., 1989. 160 с.

*Мещерякова И. М.* Зимний планктон центральной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 84—96.

*Орлова Т. Ю.* Видовой состав и динамика плотности планктонных диатомей бухты Витязь // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 109—114.

*Орлова Т. Ю.* К морфологии некоторых представителей рода *Chaetoceros* Ehr. (*Bacillariophyta*) из Японского моря // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 68—71.

*Орлова Т. Ю.* К вопросу о формировании апертуры у представителей рода *Chaetoceros* Ehr. (*Bacillariophyta*) на примере япономорских видов // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 988—990.

*Орлова Т. Ю., Айздайчер Н. А.* Особенности развития в культуре диатомовой водоросли *Chaetoceros salsugineus* из Японского моря // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 1. С. 11—15.

*Орлова Т. Ю., Стоник И. В., Айздайчер Н. А.* Морфология и биология диатомовой водоросли *Attheya longicornis* из Японского моря // Биол. моря. 2002. Т. 28. № 3. С. 203—207.

*Орлова Т. Ю., Шевченко О. Г., Гогорев Р. М.* Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 52—58.

*Паутова Л. А., Силкин В. А.* Зимний фитопланктон северо-западной части Японского моря. Некоторые закономерности формирования структуры фитоцена в прибрежном мелководье // Океанология. 2000. Т. 40. № 4. С. 553—561.

*Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

*Стоник И. В., Селина М. С.* Фитопланктон как показатель трофности вод залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 1995. Т. 21. № 6. С. 403—406.

*Суханова И. Н.* Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М., 1983. С. 97—105.

*Федоров В. Д.* О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 168 с.

*Шевченко О. Г., Орлова Т. Ю., Масленников С. И.* Сезонная динамика диатомовых водорослей рода *Chaetoceros* Ehrenberg в Амурском заливе Японского моря // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 1. С. 30—38.

*Anonymous.* Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

*Cleve P. T.* On diatoms from the Arctic Sea // Bihang Kongl. Sv. Vetenskaps-Akad. Handl. 1873. Bd 1. N 13. P. 1—28.

*Cleve P. T.* II. Planktonundersokningar: Cilioflagellater och Diatomaceer // Bihang Kongl. Sv. Vetenskaps-Akad. Handl. 1894. Bd 20. N III, 2. P. 1—16.

*Ehrenberg C. G.* Einige vorlaufige Resultate der Untersuchungen der von der Sudpolreise des Captain Ross, so wie von den Herren Schayer und Darwin zugekommenen Materialen über das verhalten der kleinsten Leben in den Oceanen und den grossten bisher zuganglichentiefen des Weltmeers // Ber. Akad. Wiss. Berlin. 1844. P. 182—207.

*Evensen D. L., Hasle G. R.* The morphology of some *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) species as seen in the electron microscopes // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 153—184.

*Hasle G. R., Fryxell G. A.* Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy // Trans. Am. Microsc. Soc. 1970. Vol. 89. P. 469—474.

*Hargraves P. E.* Studies on marine plankton diatoms. IV. Morphology of *Chaetoceros* resting spores // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 99—120.

*Hargraves P. E., French F. W.* III. Diatom resting spores: significance and strategies // Survival strategies of the algae. Cambridge, 1983. P. 49—68.

*Hernández-Becerril D. U.* A morphological study of *Chaetoceros* species (*Bacillariophyta*) from the plankton of the Pacific Ocean of Mexico // Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 1996. Vol. 26. N 1. P. 1—73.

*Jensen K. G., Moestrup Ø.* The genus *Chaetoceros* (*Bacillariophyceae*) in inner Danish coastal waters // Opera Bot. 1998. Vol. 133. 68 p.

*Kawarada Y.* Diatoms in the Kuroshio waters neighboring Japan // Bull. Plankton. Japan. 1965. Vol. 12. P. 8—16.

*Kuwata A., Hama T., Takahashi M.* Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1993. Vol. 102. P. 245—255.

*Nagai S., Hori Y., Manabe T., Imai I.* Morphology and rejuvenation of *Coscinodiscus wailesii* Gran (*Bacillariophyceae*) resting cells found in bottom sediments of Harima—Nada, Seto Inland Sea, Japan // Nippon Suisan Gakkaishi. 1995. Vol. 61. N 2. P. 179—185.

*Ostenfeld C. H.* Iagttagelser over plankton diatomeer // Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. 1901. Vol. 39. P. 287—302.

*Rines J. E. B., Hargraves P. E.* The *Chaetoceros* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) Flora of Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. // Bibliotheca Phycology. Berlin, Stuttgart, 1988. Bd 79. 196 p.

*Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I.* et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 513—533.

*VanLandingham S. L.* Catalogue of the fossil and recent genera and species of diatoms and their synonyms. Part II. *Bacteriastrum* through *Coscinodiscus.* Cramer. 1968. P. 494—1086.

## SUMMARY

The species *Chaetoceros debilis*, *C. decipiens* and *C. pseudocrinitus* were found dominating in phytoplankton during winter-spring season in the Sea of Japan. Their morphology was studied using electron microscopy and detailed morphological descriptions are presented. The morphology of *C. pseudocrinitus* using data of transmission electron microscopy was not described before in Russian literature. The species are illustrated by light and electron micrographs. Some features of the morphological structure of the species are discussed. The data of *Chaetoceros* seasonal dynamics in Amurskii Bay of the Sea of Japan in 1996—1998 are presented.

---

УДК 582.29 (075) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

**© Н. В. Малышева**

# ЛИШАЙНИКИ ГОРОДОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ.
# 3. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS IN THE CITIES OF EUROPEAN RUSSIA.
3. GEOGRAPHIC ANALYSIS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 27.06.2006

Выявлены географические закономерности в распределении лишайников городов на территории Европейской России. Дан географический анализ обобщенной урбанолихенофлоры Европейской России. В лихенофлоре городов представлены лишайники, относящиеся к 8 географическим элементам. Ведущее положение занимают виды, относящиеся к бореальному, арктоальпийскому, мультизональному и неморальному географическим элементам. Вместе они составляют основное ядро флоры — 487 видов. Лихенофлора городов представлена в основном широко распространенными видами (96 %), имеющими мультирегиональный, голарктический, евразосевероамериканский, евразиатский, евросевероамериканский типы ареалов. Европейский тип ареала имеют всего 16 видов.

Ключевые слова: лишайники, урбанолихенофлора, географический анализ, «лишайниковые коэффициенты», города, Европейская Россия.

Данная статья продолжает серию работ, посвященных анализу урбанолихенофлоры городов. Ранее были рассмотрены таксономический (Малышева, 2006) и эколого-субстратный (Малышева, 2007) аспекты. Настоящая статья посвящена географическому анализу урбанолихенофлоры Европейской России.

## Географические элементы лихенофлоры городов

Географический анализ лихенофлоры городов Европейской России проведен на основе зонально-регионального подхода с использованием системы ареалогических групп, разработанной рядом исследователей (Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Голубкова, 1983). Основной единицей географического анализа служит географический элемент, под которым, по Х. Х. Трассу (1970), мы понимаем группу видов, имеющих близкий характер распространения и более или менее совпадающие центры массовости в пределах зон растительность или областей, для которых они, таким образом, являются фитогеографически характерными видами. Геоэлемент является основной классификационной единицей ареалов. Он устанавливается на основе современных ареалов и объединяет группу видов с одинаковым общим распространением. Такой подход получил развитие в лихенологии в трудах А. Н. Окснера (1944, 1946, 1948, 1974). Большинство лихенологов, используя как основу схему географических элементов Окснера, дополняли и видоизменяли ее (Макаревич, 1963, 1968; Голубкова, 1965, 1977, 1983; Трасс, 1970; Седельникова, 1978, 1985, 1990, 1991, 2001; Макрый, 1990; Урбанавичюс, 1998, 2000, 2001, и др.). При этом выявление элементов основано на зональном принципе — выделяются центры массового распространения видов лишайников в пределах крупных зон растительности, а типы ареалов определяются по региональному принципу.

Изученные города Европейской России расположены в разных зонах растительности — от тундровой до пустынной, что обусловило широкий спектр географических элементов. В общей лихенофлоре городов Европейской России выделено 8 географических элементов: бореальный, арктоальпийский, мультизональный, неморальный, гипоарктомонтанный, монтанный, аридный, арктический (табл. 1). Из них бореальный, неморальный и арктический, аридный связаны с определенными природными зонами: зоной тайги, широколиственных лесов, тундровой и пустынно-степной зоной соответственно. Арктоальпийский, гипоарктомонтанный и монтанный являются дизъюнктивными и связаны с высотной поясностью горных территорий. Мультизональный элемент объединяет виды лишайников, широко распространенных в различных зонах растительности. У двух видов для флоры г. Москвы — *Lecidea* sp., *Gyalecta* sp., приводимых для территории Москвы (Пчёлкин, 1998), географический элемент не определен.

Анализ распределения числа видов показал, что в общей лихенофлоре городов преобладают лишайники бореального элемента — 197 видов (32.6 %). К этому элементу отнесены лишайники, широко распространенные в зоне таежных лесов Голарктики, где они имеют центры массовости. Преобладание видов бореального элемента вполне закономерно, поскольку изучаемая территория находится в пределах бореального подцарства Голартики (Тахтаджян, 1989). В городах лишайники бореального элемента встречены в большинстве экотопов на различных типах субстрата, но в основном они приурочены к древесным породам, древесине и почве, чаще обитают в крупных парках и лесопарках. Наиболее распространены следующие бореальные виды: на коре деревьев — *Hypogymnia physodes*,[1] *H. tubulosa*, *Hypocenomyce scalaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Vulpicida pinastri*, *Xanthoria polycarpa*, *Lecanora varia*, *L. pulicaris*, *L. saligna*, *L. symmicta*, *Biatora helvola*, *Lecania cyrtella*, *Cetraria sepincola*, *Melanelia exasperatula*, *M. olivacea*, *M. septentrionalis*, *M. subargentifera*, *M. subaurifera*, *Parmeliopsis ambigua*, *Platismatia glauca*, *Pseudevernia furfuracea*, *Tuckermanopsis chlorophylla*, *Flavoparmelia caperata*, *Usnea hirta*, *Bryoria fuscescens*, *B. implexa*, *B. subcana*, на почве — *Cladonia coniocraea*, *C. cornuta*, *C. furcata*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *Cetraria islandica*, *Peltigera didactyla*, *P. polydactylon*, на гниющей древесине — *Cladonia bortytes*, *C. rei*, *Lecanora symmicta* и др.

На втором месте по числу видов в целом для всей флоры оказались лишайники арктоальпийского (арктовысокогорного) элемента. Виды этого элемента циркум-

---

[1] Названия видов лишайников даны по сводке R. Santesson с соавт., 2004.

## ТАБЛИЦА 1

### Распределение числа видов флоры лишайников городов Европейской России по географическим элементам

| Географический элемент | Флора в целом | Города | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | мегаполисы | крупнейшие | крупные | большие | средние | малые | «бывшие» |
| Бореальный | 197 (32.6) | 146 (46.4) | 91 (36.0) | 71 (37.6) | 45 (36.8) | 80 (43.7) | 109 (31.1) | 18 (26.5) |
| Арктоальпийский | 116 (19.2) | 8 (2.5) | 7 (2.8) | 8 (4.2) | 1 (0.8) | 15 (8.2) | 95 (27.1) | — |
| Мультизональный | 94 (15.7) | 57 (18.1) | 58 (22.9) | 49 (25.9) | 35 (28.7) | 41 (22.5) | 62 (17.7) | 30 (44.1) |
| Неморальный | 80 (13.2) | 66 (21.0) | 42 (16.6) | 46 (24.3) | 35 (28.7) | 24 (13.1) | 38 (10.8) | 19 (28.0) |
| Гипоарктомонтанный | 39 (6.5) | 19 (6.0) | 11 (4.3) | 7 (3.7) | — | 12 (6.6) | 25 (7.1) | — |
| Монтанный | 43 (7.1) | 13 (4.1) | 14 (5.5) | 3 (1.6) | 3 (2.5) | 9 (4.9) | 19 (5.4) | — |
| Аридный | 31 (5.1) | 4 (1.3) | 30 (11.9) | 5 (2.7) | 3 (2.5) | 1 (0.5) | 1 (0.3) | 1 (1.4) |
| Арктический | 2 (0.3) | — | — | — | — | 1 (0.5) | 2 (0.5) | — |
| Не выяснен | 2 (0.3) | 2 (0.6) | — | — | — | — | — | — |
| Всего | 604 (100) | 315 (100) | 253 (100) | 189 (100) | 122 (100) | 183 (100) | 351 (100) | 68 (100) |

Примечание. В скобках приведена доля от общего числа видов лишайников в городах разных типов, %.

полярно распространены в арктических пустынях и тундрах, лесотундре, иногда они заходят в северную часть таежной области. После дизъюнкции ареала аркто-альпийские лишайники встречаются в высокогорьях Голарктики (Седельникова, 1978, 2001; Голубкова, 1983). В исследованной лихенофлоре к этому элементу относятся 116 видов (19.2 % от общего числа видов во флоре). В основном это эпилиты, обитающие на валунах и скалах на окраинах северных городов, что связано с низкой конкурентной способностью лишайников, вынужденных занимать экологические ниши, плохо заселяемые сосудистыми растениями, особенно в условиях тундры. Сюда относятся *Aspicilia mastrucata*, *Tremolecia atrata*, *Calvitimela aglaea*, *C. armeniaca*, *Carbonea vorticosa*, *Clauzadeana macula*, *Lecanora atromarginata*, *L. intricata*, *Miriquidica deusta*, *Lecidea alpestris*, *L. atrobrunnea*, *L. auriculata*, *L. confluens*, *Alectoria nigricans*, *Allantoparmelia alpicola*, *Cetraria odontella*, *Flavocetraria cucullata*, *Melanelia hepatizon*, *Pseudephebe minuscula*, *P. pubescens*, *Amygdalaria panaeola*, *Bellemeria alpina*, *Farnoldia jurana*, *Ephebe lanata*, *Umbilicaria arctica*, *U. crustulosa*, *U. cylindrica*, *U. hirsuta*, *U. torrefacta*, *U. vellea*. Ряд видов отмечается и для других, более южных регионов, это: *Arctoparmelia centrifuga*, *Lecanora marginata*, *Lecidea lapicida*, *Flavocetraria nivalis*, *Melanelia stygia*, *Protoparmelia badia*, *Umbilicaria hyperborea*, *U. proboscidea*, *U. spodochroa*. Наличие арктоальпийских видов в географическом спектре лишайников городов подчеркивает зональную дифференциацию городских урбанофлор.

Влияние городских условий сказывается в значительной роли лишайников мультизонального элемента (94 вида, или 15.7 %). Лишайники, относимые к данному географическому элементу, широко распространены во многих растительно-климатических зонах Голарктики и в других флористических царствах. Они поселяются на различном субстрате в разнообразных экотопах. Сюда относятся *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, *Sarcogyne regularis*, *Aspicilia cinerea*, *A. contorta*, *Lecanora crenulata*, *L. dispersa*, *Physcia caesia*, встречающиеся на камнях и бетоне, *Cladonia fimbriata*, *C. pyxidata*, *Peltigera canina*, *P. rufescens* — на почве, *Lecanora conizaeoides*, *Lecidella elaeochroma*, *L. euphorea*, *Parmelia sulcata*, *Rinodina sophodes*, *Ramalina pollinaria*, *Xanthoria candelaria* — на коре деревьев. На многих субстратах встречаются *Candelariella vitellina*, *C. aurella*, *C. xanthostigma*, *Lecanora hagenii*, *Caloplaca cerina*, *C. decipiens*, *C. holocarpa*, *C. saxicola*, *Phaophyscia orbicularis*, *Physcia dubia*, *Xanthoria fallax*, *X. parietina*.

Мультизональный элемент объединяет виды, ареал которых охватывает несколько биоклиматических зон без выраженного центра массовости в какой-либо одной зоне (Урбанавичюс, 2000). Как отмечает Н. В. Седельникова (1991), мультизональный элемент фактически совпадает с мультирегиональным типом ареала. Значительное участие видов данного элемента в сложении флоры свидетельствует о высокой степени антропогенного воздействия. Большая часть видов, относящихся к нему, малоспецифична по отношению к субстрату и характеризуется широкой экологической амплитудой.

Неморальный элемент занимает четвертое место по числу относимых к нему видов (80 видов, или 13.2 %). Его слагают лишайники, встречающиеся на деревьях в широколиственных лесах, на равнине и в нижнем поясе гор Голарктики (Голубкова, 1983). Почти все виды этого элемента обитают в городах на коре деревьев. Это *Candelaria concolor*, *Lecanora albella*, *L. allophana*, *L. argentata*, *L. carpinea*, *L. intumescens*, *Lecania fuscella*, *L. koerberiana*, *Graphis scripta*, *Cetrelia olivetorum*, *Evernia prunastri*, *Melanelia exasperata*, *M. fuliginosa*, *Parmelina tiliacea*, *Pleurosticta acetabulum*, *Anaptychia ciliaris*, *Phaeophyscia nigricans*, *Physcia adsendens*, *P. aipolia*, *Physconia detersa*, *P. distorta*, *P. enteroxantha*, *P. grisea*, *Rinodina pyrina*, *Pertusaria* *albescens*, *P. amara*, *Ramalina farinaceae*, *R. fastigiata*, *R. fraxinea*. На многих субстратах встречаются *Physcia stellaris*, *P. tenella*. Неморальный элемент флоры по своему генезису является дериватом древнейших лесных мезофильных флор тургайского типа (Окснер, 1946).

В Европе неморальные виды встречаются повсеместно в зоне широколиственных лесов (Макаревич, 1963). Место, занимаемое видами этого элемента, по-видимому, связано со значительной антропогенной трансформацией лихенофлоры городов и использованием в озеленении городов в основном лиственных (широколиственных) пород.

В монтанный элемент включают виды лишайников, произрастающие в среднем поясе гор Голарктики и за ее пределами. Виды данного элемента нередко произрастают в предгорьях. В основном это эпилитные виды (Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Голубкова, 1983; Давыдов, 2001). Монтанный элемент лихенофлоры представлен 43 видами (7.1 %). Участие их в сложении городских лихенофлор объясняется нахождением ряда городов в зонах поясности гор (Екатеринбург, Кировск) и наличием большого количества каменистого субстрата. Сюда относятся *Lecidella stigmatea*, *Lecidea inops*, *Immersaria athroocarpa*, *Rhizocarpon badioatrum*, *R. copelandii*, *Umbilicaria grisea*, встречающиеся на каменистом субстрате в Кировске, *Xanthoparmelia conspersa*, *X. tinctina*, растущие там же на почве и камнях. В более южных районах лишайники этого элемента заселяют другие субстраты. Это, например, *Strangospora deplanata*, найденная на коре сосны в Воронеже (Мучник, 2004), *Mycobilimbia lurida*, растущая на солонцеватой и известковой почве в Волгограде (Веденеев, 1999).

К гипоарктомонтанному элементу относится 39 видов лишайников (6.5 %) изученной флоры. Массовое распространение гипоарктомонтанных видов связано с гипоарктической областью. После дизъюнкции ареала они встречаются в средних и верхних поясах гор Голарктики и других флористических царств (Голубкова, 1983; Седельникова, 1978, 1985, 1991). Некоторые авторы (Макрый, 1990; Урбанавичюс, 1998) не принимают этот элемент, однако мы считаем его выделение достаточно обоснованным. К гипоарктомонтанному элементу относятся *Aspicilia lapponica*, *A. simoënsis*, *Hymenelia epulotica*, *Lecanora cenisia*, *Asahinea chrysantha*, *Melanelia commixta*, *M. infumata*, *Parmelia fraudans*, *Fuscidea mollis*, встречающиеся на камнях, *Physconia muscigena*, *Peltigera aphthosa*, *P. leucophlebia*, обитающие на почве, мхах и замшелых камнях, *Lecanora hypopta*, произрастающая на обработанной древесине, *Bryoria chalybeiformis*, *B. nitidula*, которые помимо почвы и камней могут поселяться на стволах деревьев, *Parmelia saxatilis*, *Cladonia amaurocraea*, *C. macrophylla*, которые произрастают на почве, камнях и растительных остатках.

К аридному элементу относят лишайники, ареалы которых связаны с аридными областями Голарктики и других флористических царств (Голубкова, 1983). Эти лишайники растут в городах, расположенных в основном в пустынной и степной зонах. Сюда относятся *Aspicilia desertorum*, *Melanelia tominii*, *Ramalina polymorpha*, растущие на камнях, *Aspicilia esculenta*, *Cladonia pocillum*, *Cetraria steppae*, *Neofuscelia ryssolea*, *Phaeorrhiza sareptana*, *Psora decipiens*, *Toninia massata*, *Collema minor*, *Leptogium biatorinum*, *Fuscopannaria praetermissa*, *Fulgensia fulgens*, обитающие на почве, *Xanthoparmelia somloënsis*, встречающаяся на камнях и почве, а также *Caloploca lactea*, найденная в Москве на бетоне (Пчёлкин, 1998) и др. Всего к этому элементу относится 31 вид (5.1 %).

Арктический элемент включает виды лишайников, приуроченные к высоким широтам Арктики. Это всего 2 вида (0.3 %), растущих на территории Полярно-альпийского ботанического сада на почве и камнях — *Stereocaulon arcticum* и *S. spathuliferum*.

Лихенофлора городов на 96 % образована широко распространенными видами, имеющими мультирегиональный (39.4 %), голарктический (37), евроазосевероамериканский (19), евразиатский (5), евросевероамериканский (5 %) типы ареалов. Европейский тип ареала имеют всего 16 видов (3 %).

Таким образом, географический спектр лихенофлоры городов полностью совпадает с таковым для лихенофлор естественных территорий и отражает как зональные черты, так и влияние городских условий на флору.

## Распределение лишайников разных географических элементов по категориям городов и их местонахождению

Проведенный анализ показал, что во всех категориях городов Европейской России преобладают виды бореального элемента (табл. 1). Исключение составляют лишь территории «бывших городов», где доминируют мультизональные виды. Во всех категориях городов основу составляют лишайники бореального, неморального и мультизонального элементов. Значение двух последних элементов может меняться в разных типах городов. Для мегаполисов этот ряд (по мере убывания доли видов) составляют: бореальные—неморальные—мультизональные виды; для крупнейших, крупных, средних городов — ряд: бореальные—мультизональные—неморальные; для больших городов: бореальные — при равном участии неморальных и мультизональных видов. Исключение составляют малые города, где на втором месте присутствуют арктоальпийские виды. Но следует оговориться, что подобная схема для малых городов имеет место лишь в северных районах при наличии значительного количества каменистого субстрата. Обычно в средней полосе, например в городах Ивановской обл., отмечается обычная триада бореальных, неморальных и мультизональных видов.

При рассмотрении распределения лишайников городов по зонам растительности было выяснено, что основная часть видов приурочена к таежной зоне (табл. 2).

Значительно меньше видов в широколиственнолесной зоне, наименьшее в пустынной. В гипоарктическом поясе гор отмечается больше видов лишайников, чем в бореальном (табл. 2). По-видимому, это объясняется малой конкурентоспособностью лишайников в отношениях с высшими растениями.

При анализе соответствия географических элементов лишайников городов типам зональности растительности и географическому положению изученных городов было выяснено, что в основном они совпадают (табл. 3) Исключение составляет зона широколиственных лесов, где преобладают бореальные виды, а также гипоарктический тип поясности гор, где преобладают арктоальпийские виды. Если для высших растений в городах отмечается явление ксерофитизации и продвижения на север южных растений, то в данном случае мы сталкиваемся с обратным явлением. Это «встречный поток» бореальных лишайников, по-видимому, продвигающихся на юг вместе с древесным (сосна, береза) (Малышева и др., 1980) и каменистым (гранитные валуны) субстратом. Обычно северные границы ареалов многих видов эпифитных лишайников четко согласуются с северными границами ареалов соответствующих древесных пород (Домбровская, 1963; Толпышева, 1998). Известно, что каждой древесной породе присущ определенный комплекс видов лишайников, вероятность встречаемости которых на данной породе выше, чем на других. Вместе

## ТАБЛИЦА 2

### Распределение числа видов лишайников городов по зонам растительности

| Зоны растительности | Число | | | Отношение | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | видов | родов | семейств | в/р | р/с | в/с |
| Тундровая | 60 (9.9) | 31 (18.9) | 19 (35.2) | 1.9 | 1.6 | 3.2 |
| Таежная | 401 (66.3) | 112 (68.3) | 47 (87.0) | 3.5 | 2.4 | 8.4 |
| Широколиственнолесная | 144 (23.8) | 54 (32.9) | 21 (38.8) | 2.6 | 2.6 | 6.7 |
| Степная | 86 (14.2) | 39 (23.8) | 18 (33.3) | 2.1 | 2.2 | 4.6 |
| Пустынная | 37 (6.1) | 15 (9.1) | 12 (22.2) | 2.5 | 1.3 | 3.1 |
| Типы поясности гор: | | | | | | |
| Гипоарктический | 181 (29.9) | 69 (42.0) | 31 (57.4) | 2.6 | 2.2 | 5.8 |
| Бореальный | 123 (20.4) | 50 (30.9) | 25 (46.3) | 2.5 | 2.1 | 5.2 |
| Флора в целом | 604 (100) | 162 (100) | 54 (100) | 3.7 | 3.1 | 11.2 |

Примечание. В скобках приведена доля от общего числа таксонов, %. Обозначения: в — вид, р — род, с — семейство.

## ТАБЛИЦА 3

### Распределение числа видов лихенофлоры городов Европейской России разных географических элементов по растительным зонам местонахождения городов

| Географический элемент | Флора в целом | Зоны растительности | | | | | Типы поясности гор | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | тундровая | таежная | широколиственнолесная | степная | пустынная | гипоарктический | бореальный |
| Бореальный | 197 (32.6) | 7 (11.6) | 178 (44.3) | 61 (42.3) | 6 (7.0) | 2 (5.4) | 35 (19.3) | 55 (44.8) |
| Арктоальпийский | 116 (19.2) | 38 (63.4) | 20 (5.0) | — | 5 (5.8) | 1 (2.7) | 95 (52.5) | 4 (3.3) |
| Мультизональный | 94 (15.7) | 3 (5.0) | 76 (19.0) | 44 (30.5) | 28 (32.6) | 18 (48.7) | 17 (9.4) | 34 (27.6) |
| Неморальный | 80 (13.2) | — | 75 (18.7) | 36 (25.0) | 13 (15.1) | 10 (27.0) | 1 (0.6) | 7 (5.7) |
| Гипоарктомонтанный | 39 (6.5) | 9 (15.0) | 25 (6.2) | 2 (1.2) | — | — | 18 (9.9) | 11 (8.9) |
| Монтанный | 43 (7.1) | 3 (5.0) | 21 (5.3) | 1 (0.5) | 5 (5.8) | 1 (2.7) | 12 (6.6) | 10 (8.1) |
| Аридный | 31 (5.1) | — | 4 (1.0) | 1 (0.5) | 29 (33.7) | 5 (13.5) | 1 (0.6) | 2 (1.6) |
| Арктический | 2 (0.3) | — | — | — | — | — | 2 (1.1) | — |
| Не выяснен | 2 (0.3) | — | 2 (0.5) | — | — | — | — | — |
| Всего | 604 (100) | 60 (100) | 401 (100) | 144 (100) | 86 (100) | 37 (100) | 181 (100) | 123 (100) |

Примечание. В скобках приведены доли от общего числа видов лишайников, %.

с древесными породами бореальные виды эпифитных лишайников способны продвигаться далеко на юг, а неморальные, наоборот, далеко на север (Малышева и др., 1980). Это явление отмечал А. Н. Окснер (1946), писавший, что осина, например, способствует продвижению неморальных видов лишайников вплоть до Арктики.

## Соотношение сосудистых растений и лишайников в городах («лишайниковый коэффициент»)

Впервые на постоянные и характерные количественные отношения низших растений к цветковым указал в 1817 г. А. Гумбольдт (Humboldt, 1817). Он отметил, что в тропических странах это соотношение составляет примерно 1 : 5, в странах умеренной зоны оно близко 1 : 2, а в областях «холодной зоны» низшие растения по числу видов уравниваются или даже превышают цветковые (Окснер, 1974). F. Mattick (1953, 1954) предложил для выяснения значения и роли лишайников во флоре определенной области использовать «лишайниковый коэффициент» (ЛК): отношение числа видов лишайников области к числу известных оттуда видов сосудистых растений. Лишайники, которые используют многие самые неблагоприятные для произрастания местообитания, часто вовсе незаселяемые другими растениями, являются прекрасными показателями общих условий развития растительности (Окснер, 1974). Величина среднего для всей Земли ЛК приблизительно равна 0.1. Для Эстонии ЛК составляет 0.45, она относится к флористическим районам умеренной области со средним значением ЛК (Окснер, 1974). Лишайниковый коэффициент Монголии составляет 0.35. Эта величина находится на границе крайних пределов ЛК, характерного для флористических районов умеренной области Голарктики, для которых его среднее значение 0.3—0.5 (Голубкова, 1983). По нашим подсчетам, для Европейской России этот показатель составляет 0.245, Сибири — 0.335, Дальнего Востока — 0.226, Кавказа — 0.260 (сведения по сосудистым растениям: Гельтман и др., 1998; Конспект..., 2003; по лишайникам — Чабаненко, 2002; Чабаненко и др., 2003; Novrusov, 2005).

Как указывал А. Н. Окснер, к числу факторов, снижающих величину ЛК, относятся, например, сухость климата и городские условия (Окснер, 1974).

«Лишайниковый коэффициент» (ЛК), т. е. соотношение числа видов лишайников городов с числом известных там видов сосудистых растений, варьирует от 0.059 до 0.087. Для г. Пскова его значение равно 0.060 (1374 видов сосудистых растений по данным Соколовой, 2005), для Воронежа — 0.087 (сосудистых растений 1246 видов по данным Григорьевской, 2000), для Москвы — 0.059 (сосудистые растения по данным Швецова, 2005), Казани — 0.072 (высшие растения по данным Шиловой, 1998). Среднее значение «лишайникового коэффициента» для выше указанных городов, в которых одновременно изучались и лишайники, и сосудистые растения, составляет 0.072, это в 3.4 раза меньше общего значения ЛК для Европейской России.

Таким образом, географический спектр общей урбанофлоры городов Европейской России оказался достаточно сложным и отражает особенности географического положения городов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Веденеев А. М.* Лишайники Сарепты (Волгоградская область) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 100—107.

*Гельтман Д. В., Антонова Н. Н., Бялт В. В.* и др. Состав флоры сосудистых растений Российской Федерации // Изв. АН. Сер. биол. 1998. № 1. С. 93—97.

*Голубкова Н. С.* Географический анализ лихенофлоры Верхне-Волжского флористического района // Новости систематики низших растений. М.; Л., 1965. Т. 1. С. 179—193.

*Голубкова Н. С.* О географических связях лишайников Памира // Новости систематики низших растений. Л., 1977. Т. 14. С. 172—185.

*Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

*Григорьевская А. Я.* Флора города Воронежа. Воронеж, 2000. 200 с.

*Давыдов Е. А.* Лихенофлора Северо-Западного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 23 с.

*Домбровская А. В.* Влияние некоторых экологических факторов на распределение и рост кустистых и листоватых лишайников в Хибинах // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 5. С. 742—748.

*Ильминских Н. Г.* Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

*Конспект* флоры Кавказа / Ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.

*Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлоры украинських Карпат. Київ, 1963. 256 с.

*Макаревич М. Ф.* Зональный географический элемент как основа географического анализа // Матер. III закавказской конф. по споровым растениям. Тбилиси, 1968. С. 215—221.

*Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск, 1990. 199 с.

*Малышева Н. В.* Лишайники городов Европейской России. 1. Таксономический анализ // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1834—1841.

*Малышева Н. В.* Лишайники городов Европейской России. 2. Биоморфологический и эколого-субстратный анализы // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 96—101.

*Малышева Н. В., Шмидт В. М., Голубкова Н. С.* Лишайники Татарии. II. Экологическое распределение лишайников по субстратам. Роль субстрата в географическом распространении лишайников // Вестн. ЛГУ. 1980. № 15. С. 45—55.

*Мучник Е. Э.* Лишайники города Воронежа // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 614—624.

*Окснер А. Н.* О происхождении ареала биполярных лишайников // Бот. журн. СССР. 1944. № 4. С. 243—256.

*Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М., 1946. Вып. 2. С. 475—490.

*Окснер А. М.* Арктичний елемент в ліхенофлорі радяньского сектора Полярної області // Бот. журн. АН УРСР. 1948. Т. 5. № 1. С. 65—82.

*Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. 284 с.

*Пчёлкин А. В.* Распространение лишайников в Москве. Деп. в ВИНИТИ 5.10.1998. № 2910-В. М., 1998. 21 с. ВНИИ охраны природы.

*Седельникова Н. В.* Географические связи в лихенофлоре Кузнецкого нагорья и Арктики // Систематика и география растений Западной Сибири. Новосибирск, 1978. С. 149—157.

*Седельникова Н. В.* Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.

*Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Конспект флоры. Новосибирск, 1990. 175 с.

*Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1991. 33 с.

*Седельникова Н. В.* Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

*Соколова И. Г.* К вопросу о динамике флоры города Пскова // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. Тез. докл. междунар. конф. (С.-Петербург, 23—28 мая 2005 г.). М.; СПб., 2005. С. 81.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

*Толпышева Т. Ю.* Некоторые экологические особенности эпифитных лишайников Кольского полуострова // Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. (Сб. ст.). М., 1998. С. 381—382.

*Трасс Х. Х.* Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. Тр. по ботанике. Тарту, 1970. Т. 9. Вып. 268. С. 5—234.

*Урбанавичюс Г. П.* Биогеографические закономерности формирования флоры лишайников Южного Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1998. 26 с.

*Урбанавичюс Г. П.* Изучение лишайников в заповедниках России: методические материалы. СПб.; М., Танхой, 2000. 38 с.

*Урбанавичюс Г. П.* Как определить географический элемент лишайников // Тр. Первой российской лихенологической школы. Петрозаводск, 2001. С. 223—238.

*Чабаненко С. И.* Конспект флоры лишайников юга Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2002. 232 с.

*Чабаненко С. И., Скирина И. Ф., Княжева Л. А.* Список лишайников Приморского края и обитающих на них грибов. Южно-Сахалинск, 2003. 89 с.

*Швецов А. Н.* Флора города Москвы // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы: Тез. докл. Междунар. конф. (С.-Петербург, 23—28 мая 2005 г.). М.; СПб., 2005. С. 96—97.

*Шилова Т. Н.* Редкие и исчезающие виды растений Иваново // Флористические исследования в Центральной России: Матер. научн. конф. «Флора Центральной России», (Липецк, 1—3 февраля 1995 г.) / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1998. С. 46—49.

*Humboldt A.* De distributione geographical plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium, prolegomena. Lutetiae Parisorum, 1817. 254 p.

*Mattick F.* Lichenologische Notizen. I. Der Flechten-Koeffizient und seine Bedeutung für die Pflanzengeographie // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1953. Vol. 66. H. 7. S. 263—276.

*Mattick F.* Lichenologische Notizen. VII. Die Flechten der Tropen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1954. Vol. 67. H. 4. S. 139—145.

*Novruzov V.* Biological diversity of lichens in Caucasus and their protection // Abstr. XVII Intern. Bot. Congr. (Vienna, Austria, 17—23 July 2005). Vienna, 2005. P. 449.

*Santesson R., Moberg R., Nordin A.* et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

## SUMMARY

Geographic analysis of urban flora of lichens in European Russia cities is given.

---

УДК 581.4.46 (571.51) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

© **И. Е. Ямских**

# БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CRUCIATA KRYLOVII* (*RUBIACEAE*) В КРАСНОЯРСКОМ КРАЕ

## I. E. YAMSKIKH. BIOMORPHOLOGICAL FEATURES OF *CRUCIATA KRYLOVII* (*RUBIACEAE*) IN THE KRASNOYARSK TERRITORY

Красноярский государственный университет
660041 Красноярск, пр. Свободный, 79
E-mail: yamskikh@mail.ru
Поступила 21.02.2006

Проведена оценка изменчивости и взаимосвязи вегетативных признаков, проективного покрытия, показателей продуктивности 11 ценопопуляций *Cruciata krylovii*, произрастающих в естественных и нарушенных местообитаниях в южной части Красноярского края. Установлены характер и особенности влияния вырубок древесного полога на состояние ценопопуляций *C. krylovii*.

Ключевые слова: *Cruciata krylovii*, неморальный реликт, черневая тайга, Красноярский край, ценопопуляция.

*Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed. — крестообразник Крылова, многолетнее травянистое растение, относящееся к реликтам третичных широколиственных лесов и имеющее южно-сибирский ареал. Этот вид встречается на Алтае, в горах Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саяна, Восточного Танну-Ола и Восточно-Тувинского нагорья (Черепнин, 1967; Красноборов, 1977; Амельченко и др., 1990). Северные местонахождения данного вида находятся в окрестностях г. Томска.

Согласно классификации М. М. Ильина (1941), крестообразник Крылова относится к средиземноморским реликтам, не имеющим флорогенетических связей во флоре Сибири. Близкородственный вид — *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. — встречается на Кавказе и в Западной Европе. Сибирские растения различаются от европейско-кавказских, главным образом, по более интенсивному опушению надземных органов.

Крестообразник Крылова является характерным элементом черневых лесов гор Южной Сибири, которые в последние годы интенсивно вырубаются, что представляет угрозу для исчезновения вида. Западносаянские популяции *Cruciata krylovii* остаются слабо изученными. К настоящему времени практически отсутствуют сведения о влиянии антропогенных факторов на состояние популяций данного вида.

Наши исследования проводились в северо-восточной части Западного Саяна (Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности селений Танзыбей, Григорьевка) и в лесостепной зоне (Красноярский край, Новоселовский р-н, урочище Медведево). Целью исследований явилось изучение состояния ценопопуляций *Cruciata krylovii*, произрастающих как в естественных, так и антропогенно-нарушенных местообитаниях.

## Материал и методы

На первом этапе исследований изучалась фитоценотическая приуроченность крестообразника Крылова. Методом маршрутных исследований проведено описание свыше 80 местообитаний изучаемого вида. Геоботаническое описание сообществ осуществлялось по общепринятым методикам (Ярошенко, 1961; Воронов, 1973).

На втором этапе исследований проведено изучение изменчивости и взаимосвязи признаков в 11 ценопопуляциях *Cruciata krylovii*, произрастающих в составе различных относительно ненарушенных растительных сообществ (предгорная и среднегорная полоса северного мегасклона Западного Саяна), а также на вырубках данных типов леса различного возраста: ценопопуляция С1 — осинник крупнотравно-широкотравный; С2 — 2-летняя вырубка осинника крупнотравно-широкотравного (контролем для данной ценопопуляции является С1); С3 — рубка ухода за кедром, проведенная в 1967 г., а повторно — в 1985 г., С4 — болото ветреницево-вейниковое; С5 — сосново-березовый лес папоротниково-широкотравно-злаковый; С6 — пихтарник крупнотравно-папоротниково-широкотравный, С7 — 11-летняя вырубка пихтарника (контроль -- ценопопуляция С6), С8 — пихтарник щитовниково-ветреницевый, С9 — 22-летняя условно сплошная вырубка пихтарника (контроль — С8); С10 — 22-летняя сплошная вырубка пихтарника (контроль — С8); С11 — березняк разнотравно-злаковый (лесостепная зона).

При изучении состояния ценопопуляций вида определялось проективное покрытие растений в сообществах, оценивались изменчивость и взаимосвязь вегетативных и генеративных признаков. В оценку изменчивости и взаимосвязи морфологических признаков крестообразника Крылова включены следующие параметры: длина стебля (X1); длина части стебля, несущая цветоносы (X2); количество мутовок листьев (X3); количество мутовок со цветоносами (X4); длина (X5) и ширина (X6) листа в средней части стебля; отношение X5/X6 (X7); отношение X1/X5 (X8); количество соцветий (X9); общее количество цветков на побеге (X10); среднее количество цветков в соцветии (X11); отношение X1/X10 (X12).

Измерения параметров вегетативных и генеративных органов крестообразника Крылова проводились на 30 генеративных особях, отобранных в ценопопуляциях методом случайных выборок. Расстояние между исследованными растениями было не менее 1 м.

Полученные данные подвергались статистической обработке (Лакин, 1980; Шмидт, 1984). Внутрипопуляционная изменчивость признаков оценивалась с помощью среднего квадратичного отклонения (σ) и коэффициента вариации ($C_v$), поскольку данный параметр позволяет сравнивать признаки, имеющие различные размерности (Шмидт, 1984). Также для коэффициента вариации С. А. Мамаевым (1972) разработана шкала уровней изменчивости. Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков *Cruciata krylovii* использовался однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p < 0.05$. Кроме того, полученные данные подвергались корреляционному анализу, в процессе которого были вычислены парные коэффициенты корреляции 12 признаков изучаемого вида (Шмидт, 1984).

## Результаты и обсуждение

В процессе геоботанических исследований было выявлено, что фитоценотический ареал *Cruciata krylovii* относительно широк и выходит за пределы черневых лесов Западного Саяна. Данный вид распространен в пределах светлохвойного пояса в сосновых, березово-сосновых, березовых лесах. Высокую встречаемость крестообразник Крылова имеет в березовых, осиновых, пихтовых, кедровых лесах черневого подпояса, в пихтовых и кедровых лесах горно-таежного подпояса темнохвойного пояса. Также отмечено произрастание вида в составе березовых лесов в лесостепной зоне. Сопутствующими видами *Cruciata krylovii* в данных сообществах являются *Arsenjevia baikalensis* (Turcz. ex Ledeb.) Starodub., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Brunnera sibirica* Steven, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Aconitum septentrionale* Koelle.

Среди естественных местообитаний наибольшее проективное покрытие крестообразника Крылова отмечается в березняке разнотравно-злаковом (10 %) и пихтарнике щитовниково-ветреницевом (4 %). Во всех остальных рассмотренных сообществах вид выступает в качестве ассектатора, а его проективное покрытие не превышает 1 %.

На антропогенно-нарушенных территориях проективное покрытие *Cruciata krylovii* варьирует от менее 1 до 5 %. На вырубках отмечается разрастание крестообразника Крылова в первые годы после рубок, которое происходит, видимо, за счет снижения конкуренции со стороны лесных видов и благодаря толерантности по отношению к освещенности. Например, на 11-летней вырубке пихтарника (С7) отмечается увеличение проективного покрытия крестообразника с менее 1 до 3 %. Д. И. Назимова с соавт. (1983) относит данный вид к растениям, положительно реагирующим на вырубку и временно разрастающимся после нее. В последующие же годы возможно снижение численности *Cruciata krylovii* за счет появления более конкурентноспособных в данных условиях видов, таких как *Calamagrostis obtusata* Trin., *C. langsdorfii* (Link) Trin., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub.

В процессе изучения внутрипопуляционной изменчивости было выявлено, что большинство из рассмотренных нами вегетативных параметров крестообразника Крылова из ненарушенных местообитаний характеризуется средним и высоким уровнями изменчивости, согласно шкале С. А. Мамаева (табл. 1). К таким признакам относятся размеры осевых органов (X1), листьев (X5, X6), а также количественные (X3, X11) и относительные (X7, X8) показатели. Для параметров, характеризующих генеративные органы (X2, X4, X9, X10), наблюдается высокий и очень высокий уровень изменчивости.

Для ценопопуляций *Cruciata krylovii*, произрастающих на 11- и 22-летних вырубках (ценопопуляции С7, С9, С10), отмечается увеличение общего уровня внутрипопуляционной изменчивости по сравнению с растениями из исходных типов леса. Например, в ценопопуляции С7 коэффициент вариации длины стебля, по сравнению с контролем (С6), увеличивается с 11 до 23.6 %, а среднее квадратичное

## ТАБЛИЦА 1

Изменчивость признаков крестообразника Крылова в естественных и нарушенных местообитаниях

| № | lim | $M$ | $m_M$ | σ | C$_v$ | $p$ | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| Длина стебля, см (X1) | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | 27.7—50.4 | 38.66 | 1.17 | 6.4 | 16.55 | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 2* | 18.5—36.2 | 27.44 | 0.79 | 4.31 | 15.71 | | 0.61 | 0.19 | **0.00** | 0.68 | **0.00** | 0.09 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 3* | 17.1—39.2 | 26.75 | 1.08 | 5.93 | 22.17 | | | 0.42 | **0.00** | 0.36 | **0.00** | 0.23 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 4 | 18.5—33.5 | 25.66 | 0.78 | 4.25 | 16.56 | | | | **0.00** | 0.09 | **0.00** | 0.70 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 5 | 23—42.6 | 32.75 | 0.97 | 5.34 | 16.31 | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | 0.57 |
| 6 | 21.5—35.2 | 27.99 | 0.56 | 3.09 | 11.04 | | | | | | **0.00** | 0.04 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 7* | 10.5—29.8 | 21.06 | 0.91 | 4.97 | 23.60 | | | | | | | **0.00** | 0.62 | 0.13 | **0.00** |
| 8 | 20.5—28.8 | 25.13 | 0.45 | 2.45 | 9.75 | | | | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 9* | 16.0—28.0 | 20.38 | 0.59 | 3.23 | 15.85 | | | | | | | | | 0.32 | **0.00** |
| 10* | 10.5—29.9 | 19.02 | 0.86 | 4.7 | 24.71 | | | | | | | | | | **0.00** |
| 11 | 20.3—56.7 | 33.52 | 1.71 | 9.38 | 27.98 | | | | | | | | | | |
| Количество мутовок листьев, шт. (X3) | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 | 9—14 | 11.17 | 0.23 | 1.23 | 11.01 | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.01** | **0.00** | **0.00** | 0.16 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 2* | 6—12 | 8.7 | 0.23 | 1.29 | 14.83 | | **0.00** | 0.06 | **0.00** | **0.01** | 0.34 | **0.00** | 1.00 | 0.34 | **0.00** |
| 3* | 8—13 | 10.13 | 0.25 | 1.38 | 13.62 | | | 0.03 | **0.00** | 0.16 | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 4 | 7—13 | 9.37 | 1.25 | 1.24 | 13.23 | | | | **0.00** | 0.45 | **0.00** | **0.00** | 0.06 | 0.34 | **0.00** |
| 5 | 9—16 | 12.13 | 0.31 | 1.7 | 14.01 | | | | | **0.00** | **0.00** | 0.18 | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 6 | 8—12 | 9.63 | 0.19 | 1.03 | 10.70 | | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.01** | 0.09 | **0.00** |
| 7* | 7—10 | 8.37 | 0.19 | 1.03 | 12.31 | | | | | | | **0.00** | 0.34 | 0.06 | **0.00** |
| 8 | 3—14 | 11.67 | 0.24 | 1.32 | 11.31 | | | | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 9* | 7—10 | 8.7 | 0.15 | 0.84 | 13.31 | | | | | | | | | 0.34 | **0.00** |
| 10* | 7—11 | 9.03 | 0.23 | 1.25 | 13.84 | | | | | | | | | | **0.00** |
| 11 | 10—19 | 13.6 | 0.39 | 2.16 | 15.88 | | | | | | | | | | |

Длина листа, см (X5)

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1.7—3.8 | 2.53 | 0.09 | 0.47 | 18.58 | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 2* | 1.7—2.7 | 2.07 | 0.04 | 0.22 | 10.63 | | **0.03** | **0.00** | **0.00** | **0.01** | **0.00** | 0.80 | 0.07 | **0.00** | **0.02** |
| 3* | 0.9—2.5 | 1.87 | 0.08 | 0.45 | 24.06 | | | **0.00** | **0.01** | 0.66 | **0.00** | 0.06 | 0.74 | **0.00** | 0.83 |
| 4 | 0.7—2.2 | 1.43 | 0.06 | 0.35 | 24.48 | | | | 0.04 | **0.00** | 0.09 | **0.00** | **0.00** | 0.40 | **0.00** |
| 5 | 1—2.3 | 1.62 | 0.06 | 0.32 | 19.75 | | | | | **0.02** | 0.74 | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.01** |
| 6 | 0.9—2.4 | 1.83 | 0.06 | 0.33 | 18.03 | | | | | | 0.01 | **0.02** | 0.45 | **0.00** | 0.83 |
| 7* | 0.7—2.1 | 1.59 | 0.07 | 0.36 | 22.64 | | | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.01** | **0.00** |
| 8 | 1.5—2.6 | 2.04 | 0.06 | 0.33 | 16.18 | | | | | | | | 0.12 | **0.00** | **0.04** |
| 9* | 1.5—2.7 | 1.9 | 0.05 | 0.29 | 15.26 | | | | | | | | | **0.00** | 0.59 |
| 10* | 0.8—2.2 | 1.35 | 0.06 | 0.35 | 25.93 | | | | | | | | | | **0.00** |
| 11 | 1.4—2.8 | 1.85 | 0.07 | 0.37 | 20.00 | | | | | | | | | | |

Количество цветков, шт. (X10)

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 8—119 | 44.9 | 4.73 | 25.89 | 57.66 | 0.07 | 0.81 | 0.24 | **0.00** | 0.36 | 0.78 | 0.08 | **0.10** | 0.47 | 0.66 |
| 2* | 11—69 | 35.37 | 3.15 | 17.26 | 48.80 | | 0.11 | 0.51 | **0.00** | **0.01** | **0.04** | **0.00** | 0.86 | **0.01** | **0.02** |
| 3* | 17—132 | 43.63 | 3.73 | 20.43 | 46.83 | | | 0.36 | **0.00** | 0.25 | 0.61 | 0.05 | 0.16 | 0.33 | 0.50 |
| 4 | 12—82 | 38.8 | 2.9 | 15.87 | 40.90 | | | | **0.00** | **0.04** | 0.15 | **0.00** | 0.63 | 0.06 | 0.11 |
| 5 | 24—128 | 76.83 | 4.35 | 23.83 | 31.02 | | | | | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** | **0.00** |
| 6 | 20—93 | 49.67 | 3.14 | 17.2 | 34.63 | | | | | | 0.52 | 0.39 | **0.01** | 0.85 | 0.63 |
| 7* | 10—81 | 46.33 | 3.04 | 16.62 | 35.87 | | | | | | | 0.14 | **0.06** | 0.65 | 0.87 |
| 8 | 20—85 | 54.13 | 2.92 | 15.98 | 29.52 | | | | | | | | **0.00** | 0.30 | 0.18 |
| 9* | 15—74 | 36.27 | 3.22 | 17.65 | 48.66 | | | | | | | | | **0.02** | **0.04** |
| 10* | 2—84 | 48.7 | 3.77 | 20.66 | 42.42 | | | | | | | | | | 0.77 |
| 11 | 3—106 | 47.16 | 5 | 27.19 | 57.65 | | | | | | | | | | |

Примечание. lim — пределы варьирования признака, $M$ — средняя арифметическая, $m_M$ — ошибка средней арифметической, σ — среднее квадратичное отклонение, $C_v$ — коэффициент вариаций, $p$ — уровень значимости (различие между признаками достоверно при $p < 0.05$), номера со звездочкой (*) — ценопопуляции, произрастающие на вырубках.

отклонение с 3.09 до 4.97. Изменчивость большинства параметров растений крестообразника Крылова, произрастающих на 2-летней вырубке осинника крупнотравно-широкотравного (С2), наоборот, ниже, чем у растений из исходного типа леса (С1).

Измерение вегетативных органов особей крестообразника Крылова из естественных местообитаний показало, что максимальных размеров растения достигают в осиннике крупнотравно-широкотравном (С1) (табл. 1). Здесь наблюдаются высокие значения для длины стебля (X1 = 38.66) и размеров листовой пластинки (X5 = 2.53, X6 = 0.97). Количество мутовок листьев максимально у особей крестообразника Крылова из ценопопуляции С11 (X3 = 13.6). Генеративные признаки *Cruciata krylovii* имеют наибольшие значения в С5 (сосново-березовый лес папоротниково-широкотравно-злаковый). У растений данной ценопопуляции образуется максимальное число цветков (X10 = 76.8) и частных соцветий (X9 = 23.7). Необходимо отметить, что особи крестообразника Крылова, произрастающие в березняке разнотравно-злаковом (ценопопуляция С11, лесостепь), характеризуются достаточно высокими показателями жизненности.

Оценка межпопуляционной изменчивости различных признаков крестообразника Крылова показала существование достоверных различий по 7 из 12 признаков при сравнении ценопопуляций С1 и С2 и 6 различий между С6 и С7. При сравнении средних значений параметров ценопопуляций С8 и С9, а также С8 и С10 выявлено по 8 достоверных различий. Условно сплошная (С9) и сплошная (С10) вырубки пихтарника щитовниково-ветреницевого также различаются по 8 параметрам.

На сплошных вырубках различного возраста отмечается уменьшение параметров вегетативных органов растения, таких как длина стебля и его части, несущей цветоносы, количество мутовок листьев, размеры листа. Примером может служить ценопопуляция С7, произрастающая на 11-летней вырубке пихтарника крупнотравно-папоротниково-широкотравного, где по сравнению с контролем (С6) длина и ширина листа растений снижаются с 1.8 до 1.6 и с 0.9 до 0.7 см соответственно, а длина стебля — с 28 до 21 см (табл. 1). Параметры растений, характеризующие семенную продуктивность вида (X9, X10, X11), практически не различаются в естественных местообитаниях и на сплошных вырубках (табл. 1).

На условно сплошной вырубке (С9) пихтарника щитовниково-ветреницевого наблюдается снижение показателей, связанных с продуктивностью вида (X2, X4, X9, X10) по сравнению не только с исходным типом леса (С8), но и со сплошной вырубкой (С10). Ценопопуляция *Cruciata krylovii*, произрастающая на месте рубки ухода за кедром (С3), характеризуется снижением размеров вегетативных органов (признаки X1, X2, X5, X6).

Оценка взаимозависимости вегетативных признаков крестообразника Крылова показала, что общее количество достоверных корреляционных связей в различных местообитаниях варьирует от 22 до 35 ($r > 0.36$ при уровне достоверности $P = 0.95$), а число сильных из них ($r > 0.7$) не превышает 14 (табл. 2). Наибольший уровень скоррелированности признаков *Cruciata krylovii* (48—53 %) отмечается для ценопопуляций С3 (рубка ухода за кедром), С9 (условно сплошная вырубка пихтарника) и С11 (березняк в лесостепной зоне), т. е. для особей, произрастающих либо на условно сплошных вырубках, либо в местообитании на границе ареала. Однако для последней ценопопуляции характерно преобладание связей средней и слабой силы. Наибольшее число сильных связей (14) также отмечается для ценопопуляции С9. Аналогичное явление повышения уровня скоррелированности признаков у других видов растений в неблагоприятных условиях отмечается и другими авторами

ТАБЛИЦА 2

Корреляционная структура ценопопуляций крестообразника Крылова

| Номер ценопопуляции | Количество статистических достоверных связей | | | | R, % |
|---|---|---|---|---|---|
| | общее число достоверных связей | сильные связи $r \geq 0.7$ | средние связи $0.7 > r \geq 0.5$ | слабые связи $0.5 > r \geq 0.36$ | |
| C1 | 30 | 9 | 12 | 9 | 45.45 |
| C2* | 29 | 10 | 10 | 9 | 43.94 |
| C3* | 33 | 11 | 14 | 8 | 50.00 |
| C4 | 30 | 9 | 14 | 7 | 45.45 |
| C5 | 31 | 12 | 9 | 10 | 46.97 |
| C6 | 28 | 7 | 11 | 10 | 42.42 |
| C7* | 22 | 5 | 12 | 7 | 33.33 |
| C8 | 23 | 11 | 5 | 7 | 34.85 |
| C9* | 32 | 14 | 10 | 8 | 48.48 |
| C10* | 26 | 9 | 12 | 7 | 39.39 |
| C11 | 35 | 5 | 16 | 14 | 53.03 |

Примечание. *R* — процент достоверных корреляционных связей от общего числа рассматриваемых; *r* — коэффициент корреляции.

(Строкова, 1998; Ростова, 1999). Закономерных отличий в корреляционной структуре ценопопуляций, произрастающих в естественных местообитаниях и на сплошных вырубках, не выявлено.

## Заключение

Проведенный анализ состояния ценопопуляций крестообразника Крылова показал, что на сплошных вырубках пихтовых, осиновых лесов крупнотравно-широкотравной и папоротниково-широкотравной групп в северо-восточной части Западного Саяна в первые годы отмечается разрастание особей вида. В последующие годы возможны снижение проективного покрытия *Cruciata krylovii*, уменьшение некоторых параметров вегетативных органов растения, что, видимо, связано с появлением более конкурентноспособных в данных условиях видов, таких как *Calamagrostis obtusata*, *C. langsdorfii*, *Chamerion angustifolium*. Кроме того, на вырубках более старшего возраста установлено увеличение уровня внутрипопуляционной изменчивости морфометрических признаков.

Наиболее неблагоприятными местами произрастания крестообразника Крылова являются условно сплошные вырубки. Для особей данных местообитаний отмечаются снижение размеров вегетативных органов, уменьшение показателей продуктивности, повышение уровня скоррелированности признаков. Для объяснения этого явления можно предположить следующее. *Cruciata krylovii* в различных ненарушенных сообществах играет роль ассектатора, так как, видимо, обладает низкой конкурентной способностью. В первые годы после вырубок данный вид получает преимущества перед другими видами за счет достаточно широкой экологической пластичности по отношению к различным факторам. При проведении вырубок с сохранением части древостоя происходит не столь резкое изменение освещенности, увлажнения и других факторов. Поэтому в данных сообществах происходит увеличение общего количества видов травяно-кустарничкового яруса за счет сохранения исконных видов и появления новых светолюбивых. Вследствие этого увеличивается межвидовая конкуренция, не оставляющая *Cruciata krylovii* шансов на экспансию, увеличение численности ценопопуляции и реализацию каких-либо иных возможностей.

В заключение отметим, что *Cruciata krylovii* по типу стратегий жизни относится к фитоценотическим патиентам и эксплерентам. Он обладает слабой конкурентной способностью, однако его экологический ареал шире, чем у других неморальных реликтов. Видимо, именно наличие широких экологических потенций позволило данному виду сохраниться в составе черневых лесов с третичного времени и распространиться далеко за их пределы. Причем в местообитаниях на границе ареала (лесостепная зона) наблюдаются достаточно высокие показатели жизненности особей вида, что свидетельствует о возможности дальнейшего расширения ареала. По классификации реликтов А. А. Гроссгейма (1939), *Cruciata krylovii* является адаптантом. Данный вид достаточно устойчив к воздействию антропогенных факторов, однако вырубки также не благоприятствуют распространению вида из-за высокой конкуренции со стороны других растений. В качестве мер сохранения вида можно рекомендовать охрану отдельных эталонных популяций на уровне заказника (Западный Саян, бассейн р. Б. Кебеж).

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Красноярского краевого фонда науки (ККФН) (проект № 15G137).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Амельченко В. П., Игнатенко Н. А., Малахова Л. А.* Крестообразник Крылова // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 19—44.

*Воронов А. Г.* Геоботаника. М., 1973. 384 с.

*Гроссгейм А. А.* Типы реликтов // Изв. Азербайдж. филиала АН СССР. 1939. № 6. С. 74—80.

*Ильин М. М.* Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1941. Т. 1. С. 257—292.

*Красноборов И. М.* Третичные реликты во флоре Тувинской АССР // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск, 1977. С. 4—14.

*Лакин Г. Ф.* Биометрия. М., 1980. 293 с.

*Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.

*Назимова Д. И., Перевозникова В. Д., Молокова Н. И.* Реакция видов травяного покрова на вырубку в черневых лесах Западного Саяна // Экология растений Средней Сибири. Красноярск, 1983. С. 4—7.

*Ростова Н. С.* Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 50—65.

*Строкова О. М.* Корреляционный анализ вегетативных признаков в популяциях терескена серого // Бот. исслед. в Сибири. Красноярск, 1998. Вып. 6. С. 106—111.

*Черепнин Л. М.* Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1967. Вып. 6. 238 с.

*Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

*Ярошенко П. Д.* Геоботаника. М.; Л., 1961. 474 с.

## SUMMARY

*Cruciata krylovii* coenopopulations were studied in the north eastern part of West Sayan Mountains. *Cruciata krylovii* coenopopulations expand on the fir and aspen felling areas during a few first years. Later on, decrease of plant number and size of some vegetative organs were revealed. This phenomenon can be explained by appearance of competitive species such as *Calamagrostis obtusata*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Chamerion angustifolium*. Increasing variability of intrapopulation morpho-

metric characteristics is also typical for the plants from the older felling areas. The most unfavourable habitats for *Cruciata krylovii* are fully deforested areas.

*Cruciata krylovii* is revealed to be a phytocoenotical patients and explerent. It has relatively wide ecological amplitude and resistance to anthropogenic pressure. However, deforested areas are not favourable because of high competition from other species. According to A. A. Grossgeim's classification of relicts, *Cruciata krylovii* belongs to «adaptants».

УДК 582.675 : 576.316 (571.6) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

© С. А. Волкова

# КАРИОЛОГИЯ *ACONITUM UMBROSUM* (*RANUNCULACEAE*)

## S. A. VOLKOVA. KARYOLOGY OF *ACONITUM UMBROSUM* (*RANUNCULACEAE*)

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232) 314-050
E-mail: volkova_lana@mail.ru
Поступила 17.03.2006

Впервые исследован кариотип *Aconitum umbrosum* (число хромосом $2n = 2x = 16$). Выявлены кариотипические особенности вида, обнаружены спутничные хромосомы и В-хромосомы.

Ключевые слова: *Aconitum umbrosum*, кариотип, спутники, В-хромосомы.

Виды рода *Aconitum* L. распространены в Евразии, Северной Америке, Северной Африке, но наибольшее видовое разнообразие отмечено для Восточной Азии (Сосудистые..., 1995). Акониты с древних времен применяются при лечении ревматизма, невралгии, воспалениях суставов, используются в гомеопатии и являются перспективными источниками биологически активных веществ (Минаева, 1991). Род имеет сложную систематику, и для решения спорных вопросов таксономии необходимо привлечение данных разных методов. Изучение кариотипа является существенным дополнением при уточнении таксономического статуса растений. Акониты интересны в кариологическом отношении и это отражено в работах ряда авторов (Карташова, Малахова, 1973; Малахова и др., 1975, 1976; Малахова, 1979, 1980; Малахова, Маркова, 1982; Лавренко, Сердитов, 1988). Для флоры Дальнего Востока В. Н. Ворошилов (1985) указывает 33 вида рода *Aconitum*, в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1995) приводится 37 видов. Сведения о числах хромосом у аконитов, произрастающих на Дальнем Востоке, известны для 16 видов (Числа..., 1993) с $2n = 16, 32$.

## Материал и методика

Кариологическое исследование *A. umbrosum* (Korsh.) Kom. (секция *Lycoctonum* DC.) проведено на препаратах, приготовленных из кончиков корней проростков семян, собранных Д. Д. Басаргиным в 2002 г. в Приморском крае, Уссурийском р-не, на правобережной стороне р. Ивнячка, на восточном склоне горы Лохматая. Работу по проращиванию семян проводила И. Г. Гавриленко (Гавриленко, Басаргин, 2003). Корешки обрабатывали 0.5%-м водным раствором колхицина, фиксировали смесью Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивали по Фёльгену с предварительным гидролизом в соляной кислоте (1 : 1) в течение 18—20 мин при комнатной температуре (Абрамова, 1988; Паушева, 1988).

Морфометрическая характеристика хромосом *Aconitum umbrosum*

| Пары хромосом | Абсолютная длина, ($L^a$) | | Относительная длина, ($L^r$) | | Центромерный индекс, ($I^c$) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | x ± $m_x$, мкм | Cv, % | x ± $m_x$, % | Cv, % | x ± $m_x$, % | Cv, % |
| I | 14.56 ± 0.55 | 17.72 | 11.27 ± 0.17 | 6.0 | 43.03 ± 0.81 | 7.57 |
| II | 11.70 ± 0.44 | 17.65 | 9.06 ± 0.24 | 10.54 | 33.16 ± 1.14 | 13.85 |
| III | 8.10 ± 0.31 | 17.93 | 6.27 ± 0.16 | 10.24 | 21.73 ± 0.91 | 17.1 |
| IV | 7.28 ± 0.32 | 20.61 | 5.64 ± 0.09 | 6.40 | 21.84 ± 1.03 | 18.38 |
| V | 6.68 ± 0.23 | 16.15 | 5.17 ± 0.03 | 2.34 | 24.40 ± 1.36 | 22.41 |
| VI | 6.29* ± 0.25 | 18.60 | 4.87 ± 0.07 | 5.83 | 24.64 ± 0.95 | 15.45 |
| VII | 5.72 ± 0.20 | 16.40 | 4.43 ± 0.08 | 7.17 | 24.30 ± 1.20 | 19.71 |
| VIII | 4.26* ± 0.19 | 20.86 | 3.29 ± 0.09 | 10.88 | 29.34 ± 1.09 | 14.85 |

Примечание. Знаком * обозначены спутничные хромосомы.

Изучение кариотипа проводили на микроскопе Amplival. Измеряли хромосомы на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата РА-7 при увеличении микроскопа 10 × 100. При измерении хромосом определяли абсолютную длину ($L^a$, мкм), относительную длину ($L^r$, %), суммарную длину диплоидного набора ($\Sigma L^a$, мкм), центромерный индекс ($I^c$, %). Спутничные хромосомы измеряли без учета длины спутника и спутничной нити. Для вычисления средних морфометрических параметров было отобрано 16 метафазных пластинок. Типы хромосом классифицировали по системе, предложенной Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифом (1982). Данные по морфологическим параметрам хромосом обрабатывали методами вариационной статистики (Лакин, 1990). Результаты морфометрического анализа приведены в таблице и представлены в виде идиограммы (рис. 1), которая построена по средним параметрам абсолютной длины и центромерного индекса. Для абсолютной и относительной длин, центромерного индекса определен коэффициент вариации (Cv, %).

## Результаты и обсуждение

В результате исследования установлено, что хромосомный набор *A. umbrosum* содержит 2n = 2x = 16 (рис. 2). По данным А. П. Соколовской (1960), для этого вида также определено 2n = 16. Хромосомы крупные и морфологически четко дифференцированные, что характерно для видов секции *Lycoctonum* (Левитский, 1976; Малахова и др., 1976; Малахова, Маркова, 1982). Суммарная длина ($\Sigma L^a$) диплоидного набора составляет 129.18 мкм. По степени асимметрии выделяется 3 пары хромосом. Самые крупные хромосомы у I и II пары, которые являются метацентрической и субметацентрической соответственно. Самые мелкие хромосомы у VIII субметацентрической пары. Остальные хромосомные пары субакроцентрические. Хромосомные пары характеризуются изменчивостью длины, в определенной степени варьируют по длине плеч. Различия по величине в группе хромосом IV—VI выражены не резко, но их можно идентифицировать. Варьирование морфометрических параметров является довольно устойчивым, показатель вариации (Cv) признаков не превышает средний. В кариотипе 2 пары явля-

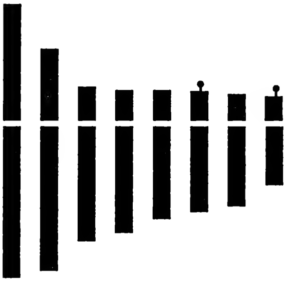


Рис. 1. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Aconitum umbrosum*.

ются спутничными, спутники прикреплены к короткому плечу и бывают мелкие точечные и более крупные. Спутничные нити встречаются короткие и длинные. Однако не всегда спутники видны у обоих гомологов и у всех пар одновременно. Из исследованных хромосомных наборов спутники обнаружены у одного гомолога III пары (один случай). У VII пары (2 случая) имеются спутники на обоих гомологах. Хромосомы находятся в гетероморфном и гомоморфном состояниях у IV пары (по одному случаю). Спутники присутствуют у одного гомолога V и VIII пары (1 случай). В некоторых наборах спутники не видны. Для изучения кариотипа были отобраны метафазные пластинки (16), у которых спутники находились у VI и VIII пары. Гетероморфизм по спутничным хромосомам обнаружен и у других видов *Aconitum* (Малахова и др., 1975; 1976; Малахова, 1980; Малахова, Маркова, 1982). Спутничные хромосомы, как и другие признаки кариотипа, могут очень сильно варьировать в пределах вида (Малахова, 1979). Разные варианты хромосом со спутниками отмечены у представителей разных семейств (Вахтина, 1973; Шрагер, 1980; Уланова и др., 1987). Л. Н. Шрагер (1980) отмечает, что у *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb. растения как внутри популяций, так и между ними обнаруживают значительную разницу в размерах спутника — от полного отсутствия его до крупного, почти равного короткому плечу хромосомы. Биологическое значение полиморфизма спутничных хромосом в природных популяциях пока не установлено. Возможно, спутничный полиморфизм является тонкой системой реакции на различные экологические воздействия (Малахова, 1979). У *A. umbrosum* обнаружены 1—2 добавочные или В-хромосомы, которые значительно меньше хромосом основного набора. Длина В-хромосом в разных клетках варьирует. Выявлены наиболее длинные метацентрического типа (1.60 и 1.80 мкм) и в виде маленького округлого тела. Проблема В-хромосом отражена в работах многих исследователей (Муратова, 1991; Муратова, Фролов, 1995; Коцеруба, 2001; Муратова и др., 2004), которые отмечают значительное варьирование их числа в растениях популяции, в тканях одного организма и в различных клетках одной ткани. Некоторые авторы считают, что В-хромосомы играют определенную роль при адаптации популяций к изменяющимся условиям внешней среды. Подтверждением такого предположения является разная частота встречаемости В-хромосом в популяциях (Круклис, 1980). Однако нет четких доказательств происхождения, закономерностей распространения и роли В-хромосом (Мошкович, 1979). Сравнение полученных нами результатов с данными других авторов (Левитский, 1976; Малахова и др., 1976; Малахова, Маркова, 1982; Лавренко, Сердитов, 1988) показало, что в секции *Lycoctonum* кариотипы видов имеют единый план строения.

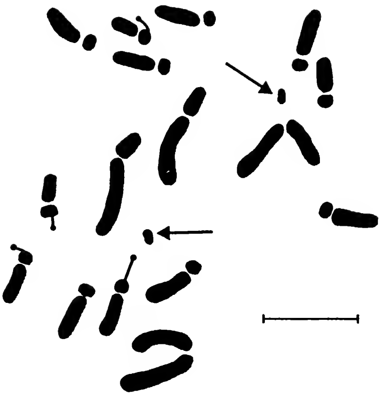


Рис. 2. Метафазная пластинка *Aconitum umbrosum*.

Стрелками указаны В-хромосомы. Масштабная линейка — 10 мкм.

## Заключение

Кариологическое исследование *A. umbrosum* показало, что кариотип вида характеризуется крупными хромосомами с диплоидным числом 2n = 2x = 16. Установлено 3 типа хромосом: метацентрический, субметацентрический, субакроцентрический. Выявлены спутничные хромосомы, которые могут варьировать по встречаемости у разных пар набора и по количеству спутничных хромосом в пределах вида. Обнаружены добавочные или В-хромосомы, размеры которых в разных клетках варьируют. Анализ полученных результатов и литературных данных показал, что хромосомные наборы изученных видов секции *Lycoctonum* характеризуются единообразием.

## Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49110).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамова Л. И.* Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений: Методические указания. Л., 1988. 62 с.

*Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1280—1284.

*Вахтина Л. И.* Кариологическая изменчивость природной популяции *Narcissus angustifolium* Curt. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1367—1370.

*Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 138—200.

*Гавриленко И. Г., Басаргин Д. Д.* Особенности прорастания семян дальневосточных *Aconitum* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. Третьей Междунар. науч. конф. СПб., 2003. С. 378—379.

*Карташова Н. Н., Малахова Л. А.* Кариологический анализ спонтанного гибрида между двумя видами *Aconitum* L. // Генетика. 1973. Т. 9. № 7. С. 167—168.

*Коцеруба В. В.* Внутривидовой полиморфизм кариотипа у *Daiswa hainanensis* subsp. *vietnamensis* Takht. // Цитология. 2001. Т. 43. № 11. С. 1075—1079.

*Круклис М. В.* Цитогенетическая структура природных популяций хвойных // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск, 1980. С. 19—27.

*Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Кариотип *Aconitum septentrionale* (*Ranunculaceae*) на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 376—382.

*Лакин Г. Ф.* Биометрия. М., 1990. 352 с.

*Левитский Г. А.* Цитология растений. М., 1976. 351 с.

*Малахова Л. А.* Полиморфизм спутничных хромосом борца высокого (*Aconitum excelsum*) в горных популяциях Западной Сибири // Цитология. 1979. Т. 21. № 9. С. 1094—1099.

*Малахова Л. А.* Анализ спутничных хромосом у видов рода *Aconitum* L. (сем. *Ranunculaceae*) // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск, 1980. С. 28—34.

*Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н.* Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. II. Полиморфизм спутничных хромосом *Aconitum excelsum* // Цитология. 1975. Т. 17. № 3. С. 348—351.

*Малахова Л. А., Козлова А. А., Карташова Н. Н.* Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. III. Сравнительный анализ кариотипов трех видов борца *Aconitum* L. // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 8. С. 1137—1141.

*Малахова Л. А., Маркова Г. А.* Сравнительно-кариологический анализ видов борца (*Aconitum* L., *Ranunculaceae*), относящихся к различным секциям // Филогения высших растений. М., 1982. С. 87—90.

*Минаева В. Г.* Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1991. 430 с.

*Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев, 1979. 164 с.

*Муратова Е. Н.* Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Докл. АН СССР. 1991. Т. 318. № 6. С. 1511—1514.

*Муратова Е. Н., Фролов В. Д.* Добавочные хромосомы у ели аянской // Лесоведение. 1995. № 3. С. 30—36.

*Муратова Е. Н., Владимирова О. С., Карпюк Т. В.* Кариологическое изучение *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. разного происхождения // Цитология. 2004. Т. 46. № 1. С. 79—86.

*Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М., 1988. 271 с.

*Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры о. Сахалина) // Вестн. Ленингр. ун-та. 1960. Сер. биол. Т. 4. № 21. С. 42—58.

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. 394 с.

*Уланова К. П., Волкова С. А., Горовой П. Г.* Род *Miyakea* (*Ranunculaceae*) во флоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1987. Т 72. № 8. С. 64—70.

*Числа* хромосом цветковых растений флоры СССР. *Moraceae—Zygophyllaceae* / Под ред. Н. Д. Агаповой. СПб., 1993. 429 с.

*Шрагер Л. Н.* Полиморфизм спутничных хромосом нескольких популяций *Adonis sibirica* Patr. // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск, 1980. С. 51—56.

## SUMMARY

The karyotype of *Aconitum umbrosum* (chromosome number $2n = 2x = 16$) has been studied for the first time. Karyological characteristics of the species have been revealed, there are satellite chromosomes and B-chromosome.

---

УДК 581.55 (571.12) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

© **Н. В. Пешкова, Н. И. Андреяшкина**

# АНАЛИЗ МЕЖВИДОВЫХ СОПРЯЖЕННОСТЕЙ В ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСАХ И РЕДКОЛЕСЬЯХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

N. V. PESHKOVA, N. I. ANDREYASHKINA.
ANALYSIS OF INTERSPECIFIC ASSOCIATIONS IN LARCH FORESTS AND OPEN WOODLANDS IN THE POLAR URALS

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 21.02.2006

Проанализированы межвидовые сопряженности сосудистых растений, представленных в составе нижних ярусов лиственничного леса и редколесья (Полярный Урал). Средняя для вида теснота сопряженности в лесу оказалась связанной с его встречаемостью, а в редколесье — с числом его сопряженностей с другими видами. В обоих сообществах проявилась связь тесноты сопряженности с соотношением встречаемостей видов в паре.

Ключевые слова: сосудистые растения, межвидовые сопряженности, встречаемость, теснота сопряженности, географические группы видов.

Подход к оценке межвидовых сопряженностей только на основе присутствия—отсутствия (Миркин и др., 1989) технически прост, поскольку можно использовать площадки, закладываемые для определения встречаемости, и предельно формализован. Он, в частности, снимает сомнения, которые неизбежно возникают при попытках включить в анализ дополнительные характеристики: «Никогда нельзя уверенно сказать, что различия в обилии вида вызываются воздействием какого-то одного вида, а не различиями в условиях среды» (Василевич, 1983 : 189). Присутствие—отсутствие вида на учетной площадке отражает его реакцию на реальную эколого-ценотическую обстановку, в том числе и на микропестротность среды. Сложные методы изучения взаимоотношений между видами с привлечением тех или иных количественных характеристик (обилие, численность, биомасса, скорость роста) дают представление, скорее, о диапазоне толерантности, а не об окончательном результате (вид есть — вида нет).

Задача настоящего исследования — выяснить, какую дополнительную информацию (особенно полезную в сравнительных целях) может дать столь привлекательный своей простотой метод. Поэтому мы рассмотрели ряд характеристик (и связи между ними), обычно не привлекающих внимания исследователей.

## Материал и методика

Лиственничные ерниково-травяно-кустарничково-моховые редколесья (219—223 м над ур. м.) и лес (182—185 м над ур. м.) были обследованы в 2002 г. в междуречье Енгаю и Кердоманшора на Полярном Урале в 3 км к востоку от горы Черной (66° с. ш., 65° в. д.). Экспозиция склона восточная, увлажнение как нижней (лес), так и средней (редколесье) части склона обильное, микрорельеф мелкобугристый, почвы суглинистые.

И древесный (из *Larix sibirica* Ledeb.), и кустарниковый (из *Betula nana* L., *Salix* spp.) ярусы в редколесье менее развиты (сомкнутость 0.1—0.2), чем в лесу (сомкнутость 0.3), и распределены по площади неравномерно. Высота травяно-кустарничкового яруса в редколесье — 3—15 см; проективное покрытие — 15—60 %, живого напочвенного покрова — 30 %. В лесу травяно-кустарничковый ярус повыше (10—20 см), но тоже разреженный (проективное покрытие — 10—40 %) на фоне почти сомкнутого мохового покрова. Как в лесу, так и в редколесье наиболее высоким обилием отличались следующие виды мхов: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Dicranum majus* Sm., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., а в лесу также *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske (в меньшем обилии встречавшийся и в редколесье). Другие, но не столь обильные общие виды — *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt., *Polytrichum strictum* Brid., печеночник *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe. В составе кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов редколесья — 61 вид сосудистых растений, леса — 52 вида, 38 видов (табл. 1) — общие для обоих сообществ.

Встречаемость ($F$, %) видов учитывали по 96 площадкам размером 1 × 1 м в каждом сообществе. По флористической насыщенности лес и редколесье практически не различались: в среднем 15 и 14 видов на 1 м$^2$. Для анализа сопряженностей из полного списка отбирали виды с $F = 20$—$92$ %, чтобы при данном объеме выборки удовлетворялись требования методики расчета $\chi^2$. При $\chi^2 > 3.84$ проводили повторные расчеты — с поправкой Йейтса на непрерывность (Рокицкий, 1967). Те пары видов, для которых и после этого сохранялось соотношение $\chi^2 > 3.84$, послужили объектом последующего анализа.

Для каждой пары сопряженных видов рассчитывали: 1) соотношение встречаемостей $F_1/F_2$, принимая за делимое меньшую из них (чтобы иметь фиксированную верхнюю границу, равную единице); 2) коэффициент средней квадратической сопряженности Пирсона $C$ (Василевич, 1969). Каждый вид характеризовали встречаемостью, средней для него теснотой сопряженности ($X$) и числом сопряженностей ($A$), включая положительные ($A+$) и отрицательные ($A-$). Мы попытались выяснить, есть ли связь между числом реализованных видом сопряженностей (а также средней тесноты сопряженности) и его встречаемостью; средней теснотой сопряженности и числом сопряженностей; теснотой сопряженности пары видов ($C$) и соотношением встречаемостей.

Для установления наличия или отсутствия связи между показателями, перечисленными выше, мы использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена ($r_s$) и корреляционное отношение ($\eta$). Формулы и методики расчета показателей тесноты связи были взяты из руководств П. Ф. Рокицкого (1967) — для $r_s$ и Е. К. Меркурьевой (1970) — для $\eta$. Выбор именно этих критериев оценки основан на отсутствии исходных требований к линейности связи и типу распределения вариант (Меркурьева, 1970). Рассчитывали только $\eta_{xy}$, поскольку во всех парных сочетаниях признаков была очевидна роль одного из них как факториального (встречаемость; соотношение встречаемостей; при сопоставлении рядов средней тесноты сопряженности и числа сопряженностей — число сопряженностей). Такой подход

### ТАБЛИЦА 1

Общие виды и их встречаемость

| Названия растений | Встречаемость ($F$, %) | |
|---|---|---|
| | редколесье | лес |
| *Huperzia arctica* (Tolm.) Sipl. | 2 | 1 |
| *Lycopodium dubium* Zoega | 5 | 2 |
| *Selaginella selaginoides* (L.) C. Mart. | 35* | 10 |
| *Betula nana* L. | 96 | 100 |
| *Salix phylicifolia* L. | 7 | 11 |
| *Juniperus sibirica* Burgsd. | 3 | 27* |
| *Rosa acicularis* Lindl. | 4 | 22* |
| *Andromeda polifolia* L. | 42* | 12 |
| *Empetrum hermaphroditum* Hagerup | 79* | 73* |
| *Pyrola minor* L. | 8 | 25* |
| *Vaccinium uliginosum* L. | 99 | 99 |
| *V. vitis-idaea* L. | 62* | 86* |
| *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve | 1 | 5 |
| *Avenella flexuosa* (L.) Drej. | 3 | 11 |
| *Calamagrostis lapponica* (Wahlbg.) Hartm. | 57* | 81* |
| *Festuca ovina* L. | 91 | 98 |
| *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. | 7 | 4 |
| *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. | 45* | 36* |
| *C. globularis* L. | 2 | 16 |
| *C. redowskiana* C. A. Mey. | 26* | 7 |
| *C. sabynensis* Less. ex Kunth | 88* | 78* |
| *C. quasivaginata* C. B. Clarke | 7 | 4 |
| *Allium schoenoprasum* L. | 10 | 1 |
| *Bistorta major* S. F. Gray | 80* | 80* |
| *B. vivipara* (L.) S. F. Gray | 62* | 24* |
| *Geranium albiflorum* Ledeb. | 32* | 76* |
| *Lagotis minor* (Willd.) Standl. | 44* | 29* |
| *Pachypleurum alpinum* Ledeb. | 45* | 25* |
| *Ranunculus lapponicus* L. | 2 | 25* |
| *Sanguisorba polygama* Nyl. | 40* | 9 |
| *Saussurea alpina* (L.) DC. | 74* | 92* |
| *Solidago lapponica* With. | 32* | 79* |
| *Stellaria peduncularis* Bunge | 5 | 8 |
| *Thalictrum alpinum* L. | 79* | 26* |
| *Trollius apertus* Perf. ex Igosch. | 7 | 20* |
| *Valeriana capitata* Pall. ex Link | 9 | 59* |
| *Veratrum misae* (Sirj.) Tzvel. | 28* | 38* |
| *Viola biflora* L. | 20* | 28* |

Примечание. * — виды, включенные в анализ сопряженностей.

вполне допустим: «В биологическом... смысле можно ограничиться вычислением того значения $\eta$, которое отвечает задачам исследования» (Меркурьева, 1970 : 199).

Наряду с приведенными в табл. 1 видами в анализ межвидовых сопряженностей были также включены: в редколесье — *Campanula rotundifolia* L. ($F$ = 24 %), *Pedicularis oederi* Vahl ($F$ = 20 %), в лесу — *Linnaea borealis* L. ($F$ = 33 %), *Pedicularis labradorica* Wirsing ($F$ = 44 %), *Trientalis europaea* L. ($F$ = 22 %). В лесу первоначально рассматривали 24 вида, однако *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Juniperus sibirica* показали отсутствие сопряженностей и были исключены из дальнейшего анализа.

После этого объемы выборок сравнялись и составили по 21 виду, в числе которых 13 общих для обоих сообществ.

И в лесу, и в редколесье из-за близкой к 100%-й встречаемости *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Festuca ovina* сопряженность других видов с этими основными ценозообразователями только по присутствию—отсутствию не могла быть оценена. Но и без того понятно, что в этих случаях выражено «перекрывание» — чисто физическое явление, не поддающееся экологической или ценологической интерпретации.

Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1995), мхов — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992). В определении принадлежности рассматриваемых видов к географическим группам мы руководствовались монографией О. В. Ребристой (1977).

## Результаты и их обсуждение

В редколесье на один проанализированный вид приходилось 1—14 (в среднем 9) сопряженностей, в лесу — 1—9 (в среднем 4). Общими для леса и редколесья оказались одна отрицательно и 9 положительно сопряженных пар видов (табл. 2). Если бы все виды в своем распределении по площади сообщества были связаны друг с другом, в обоих случаях следовало бы ожидать выявления по 210 сопряженных пар видов (число сочетаний из 21 вида по 2 как верхний предел). В действительности их оказалось 93 (78 $A$+, 15 $A$–) в редколесье и 40 (30 $A$+, 10 $A$–) в лесу, что соответственно составило 44 и 19 % от возможного максимума.

Доля отрицательно сопряженных пар была больше в лесу (25 %), чем в редколесье (16 %). Этот показатель может иметь индикационное (в плане оценки структуры сообщества) значение: «Любое упорядочение в размещении видов... приведет к тому, что комбинации положительно сопряженных видов будут встречаться более часто, а комбинации отрицательно сопряженных — относительно реже» (Василевич, 1983 : 127). Если судить по соотношению $A$+/$A$– (5 : 1 в редколесье, 3 : 1 в лесу), можно сделать вывод, что виды, слагающие нижние ярусы, в редколесье размещены более упорядоченно, чем в лесу. То, что в лесу сильней выражено неза-

ТАБЛИЦА 2

Сопряженные пары видов, общие для леса и редколесья

| Парные сочетания видов | Редколесье | | | Лес | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $n/n'$ | $F_1/F_2$ | $C$ | $n/n'$ | $F_1/F_2$ | $C$ |
| *Calamagrostis lapponica* + *Carex arctisibirica* | 21/25 | 0.79 | 0.27 | 24/28 | 0.44 | 0.21 |
| *Carex sabynensis* + *Geranium albiflorum* | 31/27 | 0.36 | 0.22 | 62/57 | 0.97 | 0.26 |
| *Geranium albiflorum* + *Solidago lapponica* | 22/10 | 1.00 | 0.48 | 66/58 | 0.96 | 0.42 |
| *G. albiflorum* + *Veratrum misae* | 18/9 | 0.88 | 0.40 | 33/28 | 0.50 | 0.21 |
| *G. albiflorum* + *Viola biflora* | 18/6 | 0.62 | 0.54 | 27/20 | 0.37 | 0.31 |
| *Pachypleurum alpinum* + *Thalictrum alpinum* | 43/34 | 0.57 | 0.40 | 11/6 | 0.96 | 0.23 |
| *P. alpinum* + *Viola biflora* | 17/8 | 0.44 | 0.39 | 11/7 | 0.89 | 0.20 |
| *Solidago lapponica* + *V. biflora* | 13/6 | 0.62 | 0.33 | 26/21 | 0.35 | 0.23 |
| *Thalictrum alpinum* + *V. biflora* | 19/15 | 0.25 | 0.22 | 14/7 | 0.93 | 0.32 |
| *Veratrum misae* + *V. biflora* | 14/5 | 0.71 | 0.43 | 20/10 | 0.74 | 0.40 |

Примечание. $n/n'$ — соотношение фактического и теоретического числа площадок, $F_1/F_2$ — соотношение встречаемостей, $C$ — коэффициент средней квадратической сопряженности Пирсона.

висимое друг от друга распределение видов (косвенный показатель малой упорядоченности), подтверждается меньшей по сравнению с редколесьем долей реализованных (от числа максимально возможных) сопряженностей. Соотнося упорядоченность со сложностью структуры фитоценоза (о которой судят, среди прочего, и по числу связей между видами — Миркин и др., 1989), стоило бы вспомнить, что Н. А. Миняев (1963 : 241) говорил «об особой стадии усложнения лесного типа растительности — о редколесье».

В редколесье по числу отрицательных сопряженностей лидировал вейник *Calamagrostis lapponica* — клональный многолетник с мощной конкурентоспособностью. Однако в лесу, при большей встречаемости (табл. 1), он образовал только по одной отрицательно (с *Carex arctisibirica*) и положительно (с *Valeriana capitata*) сопряженной паре. В лесу, как указывают отрицательные сопряженности, травянистые многолетники склонны избегать соседства с видами, имеющими одревесневшие побеги и несравненно дольше удерживающимися на одном и том же месте. Такова реакция *Ranunculus lapponicus*, *Thalictrum alpinum*, *Trientalis europaea* на *Vaccinium vitis-idaea*; *Trientalis europaea*, *Valeriana capitata*, *Viola biflora* на *Empetrum hermaphroditum*, *Lagotis minor* на *Rosa acicularis*. В редколесье подобных сопряженностей меньше: *Pedicularis oederi*, *Veratrum misae*, *Selaginella selaginoides* с *Empetrum hermaphroditum* и *Calamagrostis lapponica* с *Andromeda polifolia*.

По составу отрицательно сопряженных пар можно заметить экспансию вейника в редколесье и кустарничков в лесу, т. е. разные тенденции развития травяно-кустарничкового яруса. Встречаемость как вейника, так и кустарничков превосходила встречаемость отрицательно сопряженных с ними видов. В пользу выявленной тенденции говорит и оценка запаса надземной воздушно-сухой биомассы (кустарнички: 106 ± 23 г/м$^2$ в лесу, 87 ± 17 г/м$^2$ в редколесье; травянистые растения: 42 ± 5 г/м$^2$ в редколесье, 26 ± 4 г/м$^2$ в лесу). О конкурентных отношениях кустарничков и травянистых растений в лесу можно судить и по отрицательной связи между запасами надземной биомассы этих компонентов ($r_s = -0.80$ при $p < 0.01$).

Положительно сопряженных пар видов с участием растений с одревесневшими побегами в лесу еще меньше (*Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola minor* с *Empetrum hermaphroditum*), чем отрицательно сопряженных. В редколесье, напротив, больше: *Carex redowskiana*, *Bistorta vivipara*, *Sanguisorba polygama* с *Andromeda polifolia*; *Carex sabynensis* с *Vaccinium vitis-idaea*; *Trollius apertus* с *Rosa acicularis*.

При анализе положительных сопряженностей между травянистыми многолетниками обращает на себя внимание не только резкое (более чем двукратное) различие числа сопряженных пар в двух сообществах, но и разная степень участия однодольных в образовании этих пар: 10 % в лесу и 32 % в редколесье. Так, *Carex sabynensis* в лесу проявила положительную сопряженность только с *Geranium albiflorum*, тогда как в редколесье, кроме герани, с ней положительно сопряжены *Bistorta major*, *Lagotis minor*, *Pachypleurum alpinum*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*, *Veratrum misae*. Если *Carex arctisibirica* в лесу положительно сопряжена только с *Valeriana capitata*, то в редколесье — с *Carex redowskiana*, *Campanula rotundifolia*, *Lagotis minor*, *Pachypleurum alpinum*, *Sanguisorba polygama*, *Solidago lapponica*, *Thalictrum alpinum*, *Veratrum misae*. *Carex redowskiana* в редколесье помимо положительной сопряженности с *C. arctisibirica* достоверно чаще, чем было бы при независимом распределении, встречалась вместе с *Bistorta vivipara*, *Lagotis minor*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi*, *Sanguisorba polygama*, *Thalictrum alpinum*, *Veratrum misae*, *Selaginella selaginoides*.

То, что число сопряженностей на один вид в редколесье больше, чем в лесу (показано на $n = 21$), подтвердилось и при анализе только общих для обоих сообществ

ТАБЛИЦА 3

Число и средняя теснота сопряженностей у видов, общих для леса и редколесья

| Название растений | Редколесье | | | Лес | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | $A+$ | $A-$ | $X$ | $A+$ | $A-$ | $X$ |
| *Empetrum hermaphroditum* | — | 3 | 0.27 | 2 | 3 | 0.27 |
| *Vaccinium vitis-idaea* | 1 | — | 0.25 | 1 | 3 | 0.31 |
| *Calamagrostis lapponica* | — | 9 | 0.29 | 1 | 1 | 0.26 |
| *Carex arctisibirica* | 8 | 1 | 0.28 | 1 | 2 | 0.25 |
| *C. sabynensis* | 8 | 1 | 0.26 | 1 | — | 0.26 |
| *Geranium albiflorum* | 11 | — | 0.36 | 6 | 1 | 0.27 |
| *Lagotis minor* | 13 | 1 | 0.31 | — | 1 | 0.20 |
| *Pachypleurum alpinum* | 13 | — | 0.35 | 3 | — | 0.22 |
| *Saussurea alpina* | 4 | — | 0.22 | — | 1 | 0.34 |
| *Solidago lapponica* | 7 | — | 0.36 | 3 | — | 0.29 |
| *Thalictrum alpinum* | 13 | 1 | 0.27 | 6 | 1 | 0.26 |
| *Veratrum misae* | 11 | 2 | 0.32 | 3 | — | 0.27 |
| *Viola biflora* | 10 | 2 | 0.31 | 8 | 1 | 0.28 |

Примечание. $A+$ — число положительных сопряженностей; $A-$ — число отрицательных сопряженностей; $X$ — средняя для вида теснота сопряженности.

«контрольных» видов ($n = 13$, табл. 3). При одинаковой встречаемости *Bistorta major* в этих сообществах реагировала на соседство с другими видами по-разному. В редколесье она была сопряжена положительно с *Carex sabynensis* и отрицательно — с *Campanula rotundifolia*, *Sanguisorba polygama*, *Viola biflora*. В лесу этот вид в своем распространении с другими видами связан не был. *Bistorta vivipara* при разной встречаемости в лесу и редколесье (табл. 1) только в редколесье оказалась положительно сопряженной с другими травянистыми растениями (*Carex redowskiana*, *Campanula rotundifolia*, *Thalictrum alpinum*) и одним из видов кустарничков (*Andromeda polifolia*).

Неизбежно возник вопрос, связано ли число сопряженностей вида с его встречаемостью. При одинаковом числе видов ($n = 21$), образующих сопряженные пары, ответ получен неоднозначный: утвердительный для редколесья ($\eta = 0.61 \pm 0.18$, $t = 3.39$) и отрицательный для леса ($\eta = 0.15 \pm 0.23$, $t = 0.65$). То же самое — при анализе только положительных сопряженностей: в редколесье при $n = 19$, $\eta = 0.63 \pm 0.19$, $t = 3.32$; в лесу при $n = 18$, $\eta = 0.35 \pm 0.23$, $t = 1.52$. Расчет $r_s$ значимых связей не выявил вообще.

Напротив, связь средней для вида тесноты сопряженности с его встречаемостью была выражена в лесу ($r_s = 0.62 \pm 0.18$, $t = 3.44$) и не проявилась в редколесье (в обоих случаях $n = 21$). Чтобы снять влияние видоспецифичности, были дополнительно проанализированы меньшие выборки ($n = 13$) с одинаковым набором видов, представленным в табл. 3. Наличие связи между рассматриваемыми показателями обнаружилось в обоих сообществах, однако она оказалась разнонаправленной. Если в лесу с изменением набора видов характеристика связи не претерпела изменений (для $n = 13$: $r_s = 0.64 \pm 0.23$, $t = 2.78$), то в редколесье произошла замена недостоверного при $n = 21$ $r_s = -0.21$ на $r_s = -0.77 \pm 0.19$, $t = 4.05$ при $n = 13$. Это значит, что обстановка (экотопическая и/или ценотическая) в лесу и редколесье различалась настолько, что взаимодействие одних и тех же видов с видами-соседями определялось разными регуляторными механизмами.

Связь средней тесноты сопряженности вида с числом реализованных им сопряженностей (безотносительно их знака, поскольку он устанавливается только при сопоставлении $n$ и $n'$ и не учитывается формулой расчета $C$) выявлена лишь в редколесье (при $n = 21$: $r_s = 0.41 \pm 0.18$, $t = 2.28$; $\eta = 0.44 \pm 0.20$, $t = 2.20$). С уменьшением объема выборки до 13 общих для леса и редколесья видов $r_s$ утратил достоверность и в редколесье, хотя указание на наличие связи сохранилось и даже усилилось ($\eta = 0.69 \pm 0.22$, $t = 3.14$).

Следующий вопрос: связана ли теснота сопряженности пары видов с соотношением показателей их встречаемости? Наличие такой связи в редколесье подтвердилось расчетом $r_s$ и $\eta$ как для всех сопряженностей независимо от знака ($n = 93$: $r_s = 0.31 \pm 0.10$, $t = 3.10$; $\eta = 0.36 \pm 0.10$, $t = 3.60$), так и для одних положительных ($n = 78$: $r_s = 0.34 \pm 0.11$, $t = 3.09$; $\eta = 0.42 \pm 0.10$, $t = 4.20$). В лесу при меньшем числе сопряженных пар видов на подобные связи указывало лишь корреляционное отношение: $n = 40$, $\eta = 0.47 \pm 0.14$, $t = 3.36$; $n = 30$, $\eta = 0.50 \pm 0.16$, $t = 3.12$. Более того, на унифицированном материале (9 положительно сопряженных в обоих сообществах пар видов — табл. 2) связь подтвердилась только в редколесье ($r_s = 0.76 \pm 0.24$, $t = 3.17$). Снова, как при анализе одинакового набора видов ($n = 13$, табл. 3), на первый план выступает дифференцирующее влияние эколого-ценотической обстановки. Главный ценотический фактор, интенсивность влияния которого в лесу и редколесье явно различна, — насыщенность почвенных горизонтов корнями лиственницы и степень перехвата ими элементов питания. Корни лиственницы простираются на расстояние до 3—6 м от ствола, поэтому даже в редколесье корневые системы деревьев сомкнуты (Демьянов, 1980). Кроме того, в лесу (в отличие от редколесья) сомкнут и живой напочвенный покров (эдификаторная роль мхов общеизвестна), что ухудшает условия существования сосудистых растений (число видов их в лесу меньше).

В проанализированном нами материале — только 10 устойчиво сопряженных пар видов (табл. 2), характеризующихся в обоих сообществах одинаковыми составом пары и знаком сопряженности. Несомненно, что в формировании этих пар определяющую роль сыграли биологические особенности видов. В единственной общей для леса и редколесья отрицательно сопряженной паре (табл. 2) очевидны конкурентные преимущества вейника перед осокой. Положительные сопряженности предполагают (при сходных требованиях к условиям среды) не конкуренцию, а скорей кооперацию или одностороннюю «выгоду» от совместного произрастания. Так, мелкая сциофильная *Viola biflora* тяготела к более крупным растениям и даже к ядовитой (но широколистной!) *Veratrum misae*. Второй после *Viola biflora* по числу сопряженностей вид в составе девяти положительно сопряженных пар — *Geranium albiflorum*. Продезинфицированное летучими эфирными маслами герани пространство привлекательно для других растений, стремящихся к соседству с ней. Инсектицидный эффект летучих веществ, выделяемых чемерицей (как известно, отваром этого растения проводят наружную противопаразитарную обработку скота — Гаммерман и др., 1976), распространяется и на растущие поблизости другие растения. На первый взгляд, удивительно большое число положительных сопряженностей разных видов растений с ядовитой *Veratrum misae* (табл. 3) можно объяснить защитной функцией чемерицы (ее соседи, как правило, не поражаются вредителями).

При довольно высоком видовом разнообразии гипоарктической группы по числу видов лидировали: в редколесье — арктоальпийская, в лесу — бореальная группы (табл. 4). Среднее число сопряженностей на один вид в зависимости от принадлежности к той или иной географической группе (табл. 5) в лесу невелико и по разным группам почти одинаково. В редколесье к сопряженной встречаемости с другими видами больше склонны представители арктической (самой малочислен-

ТАБЛИЦА 4

Распределение по географическим группам числа и доли (в скобках — доля, %) видов в сообществе (I) и включенных в анализ сопряженностей (II)

| Географическая группа | Редколесье | | Лес | |
|---|---|---|---|---|
| | I | II | I | II |
| Арктическая (А) | 10 (16.4) | 3 (14.3) | 4 (7.7) | 2 (9.5) |
| Арктоальпийская (АА) | 22 (36.0) | 8 (38.1) | 12 (23.1) | 6 (28.6) |
| Бореальная (Б) | 12 (19.7) | 4 (19.0) | 19 (36.5) | 6 (28.6) |
| Гипоарктическая (ГА) | 17 (27.9) | 6 (28.6) | 17 (32.7) | 7 (33.3) |
| Число видов | 61 | 21 | 52 | 21 |

ной — табл. 4) и арктоальпийской групп. По своему происхождению арктоальпийская группа близка к арктической, а бореальная — к гипоарктической (Григорьев, 1970). Так же соотносятся и требования к температурному режиму (вторые две группы более теплолюбивы), который при переходе от холодного пояса к умеренно холодному отличается непостоянством (сумма температур >10 °С колеблется от 400 до 600 °С — Шашко, 1967). В таком довольно широком диапазоне теплообеспеченности (варьирующей по элементам рельефа) могут сосуществовать представители всех перечисленных выше географических групп. Насколько избирательно их соседство, показывает анализ данных табл. 6.

В обоих сообществах наиболее значительна доля положительно сопряженных пар, образованных видами, сформировавшимися в условиях разной теплообеспеченности (Б + А, Б + АА, ГА + А, ГА + АА) — 49 в редколесье и 46 % в лесу. Эти пары следует рассматривать как ценотически сопряженные в отличие от пар, в которых объединены виды с близкими температурными требованиями (А + А, А + АА, АА + АА, с одной стороны, и Б + Б, Б + ГА, ГА + ГА — с другой). При почти одинаковой доле таких пар (51 в редколесье, 54 % в лесу) в редколесье преобладают сочетания менее, а в лесу более теплолюбивых видов, что позволяет рассматривать данные пары как экотопически сопряженные. Примерно равные доли (соотношение близко к 1 : 1) экотопически и ценотически обусловленных положительных сопряженностей свидетельствуют об уравновешенности разных механизмов отбора в его конструктивном аспекте (отбор, направленный на сосуществование). Но есть и противоположный аспект — исключение (экотопическое или конкурентное), на который указывают отрицательные сопряженности. Отрицательная сопряженность между видами со сходными требованиями к термическо-

ТАБЛИЦА 5

Среднее число сопряженностей на один вид по географическим группам

| Географическая группа | Редколесье | Лес |
|---|---|---|
| А | 10 | 3 |
| АА | 10 | 4 |
| Б | 7 | 3 |
| ГА | 7 | 5 |

Примечание. Здесь и в табл. 6 — те же сокращенные обозначения географических групп, что и в табл. 4.

## ТАБЛИЦА 6

Число и доля (в скобках — проценты) положительно (I) и отрицательно (II) сопряженных пар видов по разным сочетаниям географических групп

| Сочетания географческих групп | Редколесье | | Лес | |
|---|---|---|---|---|
| | I | II | I | II |
| А + А | 2 (2.2) | — | — | — |
| А + АА | 15 (16.1) | — | 1(2.5) | 1 (2.5) |
| АА + АА | 15 (16.1) | — | 4 (10.0) | — |
| Б + Б | 1 (1.1) | 1 (1.1) | 1 (2.5) | — |
| Б + А | 3 (3.2) | — | — | — |
| Б + АА | 12 (12.9) | 2 (2.2) | 5 (12.5) | 1 (2.5) |
| ГА + А | 6 (6.4) | 4 (4.3) | 3 (7.5) | 1 (2.5) |
| ГА + АА | 17 (18.3) | 4 (4.3) | 6 (15.0) | 2 (5.0) |
| ГА + Б | 5 (5.3) | 3 (3.2) | 6 (15.0) | 3 (7.5) |
| ГА + ГА | 2 (2.2) | 1 (1.1) | 4 (10.0) | 2 (5.0) |

му режиму может трактоваться как выражение конкурентного исключения, как обусловленная ценотически (такие случаи преобладали в лесу — 60 %). Экотопически обусловленные отрицательные сопряженности (преобладали в редколесье — 66 %) — следствие избегания более теплолюбивым видом (из группы Б и ГА) «холодных» микроэкотопов.

## Заключение

Анализ межвидовых сопряженностей может выявить такие структурно-функциональные особенности сообществ, которые другими методами установить не удается. При сравнении сообществ, имеющих в своем составе общие виды, подобный анализ просто необходим.

Анализ сопряженностей одного и того же числа видов ($n = 21$, общих видов 13) показал, что в физиономически сходных нижних ярусах однотипных древесных сообществ (ерниково-травяно-кустарничково-моховые лиственничные лес и редколесье) распределение видов по площади («выбор» ими соседей) осуществляется по-разному.

Возможность «выбора» действительно существует благодаря разреженности травяно-кустарничкового яруса и условиям, благоприятным для распространения диаспор (вниз по склону с водотоком). Однако случаев, когда «выбор» был обусловлен биологическими особенностями того или иного вида, сравнительно немного (*Calamagrostis lapponica*, *Geranium albiflorum*, *Veratrum misae*, *Viola biflora*, кустарнички).

Для леса оказалось характерным преимущественно независимое друг от друга распределение видов травяно-кустарничкового яруса (для 21 вида число сопряженных пар составило всего 19 % от возможного максимума против 44 % в редколесье). Меньшее по сравнению с редколесьем число сопряженностей на один вид хорошо заметно и на общих видах, что приводит к заключению о более существенной, чем биологические особенности растений, роли эколого-ценотической обстановки в распределении видов по площади сообщества.

Несмотря на разную выраженность ценотических влияний на травяно-кустарничковый ярус (в лесу конкурентная напряженность выше за счет более высокой насыщенности почвенных горизонтов корнями лиственницы и почти сомкнутого мохового покрова), в обоих сообществах проявилась связь тесноты сопряженности с соотношением встречаемостей видов в паре. В то же время средняя для вида теснота сопряженности была связана с разными показателями: в лесу — со встречаемостью (характеристикой видового уровня), в редколесье — с числом сопряженностей (характеристикой уже ценотической). В редколесье роль встречаемости выразилась в том, что с ней связано число сопряженностей вида как общее, так и только положительных. Последовательная двухуровневая регуляция признака служит дополнительным аргументом в пользу признания большей сложности и упорядоченности структуры травяно-кустарничкового яруса редколесья. В качестве предварительного этот вывод был сделан при сопоставлении соотношений числа положительно и отрицательно сопряженных пар видов в двух сообществах.

По сочетанию географических элементов в сопряженных парах видов можно косвенно оценить, какие — экотопически или ценотически обусловленные сопряженности преобладают в сообществе. В обоих исследованных нами сообществах при образовании положительно сопряженных пар проявилась сбалансированность экотопических и ценотических факторов. Среди отрицательно сопряженных пар в лесу преобладали ценотически, а в редколесье — экотопически обусловленные. Таким образом, подтвердился вывод о меньшей конкурентной напряженности в редколесье, который основывался на сравнении насыщенности почвы корнями лиственницы и сомкнутости мохового покрова.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

*Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

*Гаммерман А. Ф., Кадаев Г. Н., Шупинская М. Д., Яценко-Хмелевский А. А.* Лекарственные растения (Растения-целители). Изд. 2-е, перераб. и доп. М., 1976. 488 с.

*Григорьев А. А.* Субарктика // Григорьев А. А. Типы географической среды. Избранные теоретические работы. М., 1970. 468 с.

*Демьянов В. А.* Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 7. С. 926—937.

*Игнатов М. С., Афонина О. М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

*Меркурьева Е. К.* Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. М., 1970. 424 с.

*Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций. М.; Л., 1963. 262 с.

*Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

*Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

*Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. Изд. 2-е, испр. Минск, 1967. 328 с.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

*Шашко Д. И.* Агроклиматическое районирование СССР. М., 1967. 335 с.

## SUMMARY

An analysis of interspecific association between vascular plants composing the lower layers of larch forest and open woodland (the Polar Urals) was made. Differences between the two phytocenoses under study have been revealed. In particular, the percentage of negatively associated pairs was higher in the forest. The mean value of interspecific association in the forest correlated with the species frequency, and in the open woodland with the number of the species associations with other species.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.941.1

© Т. В. Крестовская

# НОВАЯ СЕКЦИЯ РОДА *STACHYS* (*LAMIACEAE*) ИЗ АФРИКИ

T. V. KRESTOVSKAYA. A NEW SECTION OF THE GENUS *STACHYS* (*LAMIACEAE*) FROM AFRICA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 26.04.2006

С территории Центральной и Южной Африки описана новая секция рода *Stachys* L. — sect. *Prostratae* Krestovsk., включающая 19 видов. Ее представители — стелющиеся, лазящие, иногда укореняющиеся в узлах, травы. Стебли и черешки листьев большинства тропических видов покрыты жесткими колючими крючковидными волосками. Виды секции характеризуются листьями яйцевидной или дельтовидной (реже удлиненно-ланцетовидной или округлой) формы с сердцевидным основанием, большей частью на длинных черешках, малоцветковыми (2—4(6)) парциальными соцветиями, белым, розовым, очень редко голубым сравнительно крупным венчиком, с трубкой, выступающей из чашечки, часто с длинной нижней губой. Представители секции произрастают в горных районах, чаще в тенистых и влажных местах. Приводится таксономический обзор видов секции с указанием синонимов, типов и географического распространения.

Ключевые слова: *Stachys*, *Lamiaceae*, новая sect. *Prostratae*, таксономический обзор, тропическая и Южная Африка.

Критическая ревизия видов рода *Stachys* L. позволила нам выделить группу родства африканских видов, ранее (Bentham, 1834, 1848; Briquet, 1897) рассматриваемых в составе крайне разнородной типовой секции рода. Основными отличительными особенностями представителей этой группы являются простертый (а не прямостоячий) габитус, листья яйцевидной или дельтовидной, реже удлиненно-ланцетовидной или округлой формы с сердцевидным основанием, большей частью на длинных черешках, малоцветковые (2—4(6)) «мутовки» соцветия, а также сравнительно крупный ((5)10—20(30) мм дл.) венчик, чаще белого, реже розового или лилового цвета (очень редко голубого), с трубкой, выступающей из чашечки, и часто с длинной (в 2 раза длиннее верхней) нижней губой. У большинства тропических видов стебли, черешки, а также жилки на нижней поверхности листьев снабжены жесткими крючковидными волосками, позволяющими им цепляться за другие растения. Представители наиболее близкой, типовой секции *Stachys* характеризуются прямостоячими стеблями, разнообразной (но не дельтовидной) формой листьев, многоцветковыми (6—8(12)) «мутовками», более мелкими (6—10(15) мм дл.) венчиками пурпурно-фиолетово-розовых оттенков, с более короткой нижней губой, а также отсутствием жестких, колючих волосков на стебле и черешках. Виды описываемой нами секции распространены в горных районах тропической и Южной Африки, чаще в тенистых и влажных местах среди скал, на лугах, среди склерофильных кустарников и по окраинам леса. Работа выполнена на материале Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), а также ряда крупных зарубежных Гербариев, в которых представлены африканские коллекции: BM, C, E, K, LD, PRC, S, UPS и др. Изучены типовые образцы видов этой секции, а также их синонимов. Приводим описание новой секции и краткий конспект ее видов.

**Stachys L. sect. Prostratae Krestovsk. sect. nov.** — *Stachys* L. sect. *Stachyotypus* Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 541, p. p. — *S.* sect. *Eustachys* Briq., 1897, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 262, p. p. — Herbae perennes, decumbentes vel scandentes. Indumentum caulis varium simplex (non stellatum), interdum aculeatum. Folia ovata vel deltoidea, basi cordata, plerumquer longipetiolata, interdum aculeata. Verticillastres pauciflores, 2—4(6). Corolla aliquatenus magna plerumquer alba, rarius rosea vel lilacina, rarissime caerulea, tubus corollae calycem superans; saepe labium inferius longum.

Typus: *S. aculeolata* Hook. f.

Многолетние стелющиеся или лазящие травы. Стебли с разнообразным простым (не звездчатым) опушением, иногда колючим. Листья яйцевидной или дельтовидной формы, с сердцевидным основанием, чаще на длинных, иногда колючих черешках. «Мутовки» малоцветковые (2—4(6)). Венчик сравнительно крупный, чаще белый, реже розовый или лиловый, очень редко голубой, с трубкой, превышающей чашечку и часто с длинной нижней губой.

Тип: *S. aculeolata* Hook. f.

Распространение: Тропическая и Южная Африка.

1. *S. rudatisii* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 347; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 58.

Описан из Южной Африки; typus: «Natal, Dumisa, Alexandra Counti, in shady thickets, at about 2000′, Rudatis, 405» (holotypus — K!, isotypus — BM!).

Во влажных травянистых местах, среди скал и в тенистых зарослях. — Южно-Африканская Республика (южный Наталь).

Растение характеризуется 2-цветковыми «мутовками», а также белым венчиком, верхняя губа которого имеет не удлиненную, а почти квадратную форму, 4 мм дл. и шир.

2. *S. arachnoidea* Codd, 1977, Bothalia, 12 : 182; id., 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 59.

Описан из Южной Африки; typus: «Swaziland, near Mbabane, Compton, 25890» (holotypus — PRE, isotypus — K!).

Во влажных местах, на окраинах леса и на травянистых склонах в горах, на высоте 1300—2000 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (вост. Трансвааль), Свазиленд (сев.).

Для растений этого вида, представленных стелющимися или лазящими травами до 1 м выс., характерны округлые «двуцветные» листья — зеленовато-коричневые, с редким опушением на верхней поверхности и бело-войлочные снизу, а также длинная (в 2—3 раза длиннее верхней) нижняя губа венчика. Из всех видов, образующих сложный (около 13 видов) полиморфный комплекс родства *S. aethiopica* L. (Codd, 1977), *S. arachnoidea* является наиболее морфологически обособленным и не образует переходных форм с остальными видами этого комплекса.

3. *S. reticulata* Codd, 1977, Bothalia, 12 : 183; id., 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 59.

Описан из Южной Африки; typus: «Transvaal, Mariepscop, Drakensberg, N 1868, 2100 m, Werdermann a. Oberdieck, N 1868» (holotypus — PRE, isotypus — K!).

В горах на открытых травянистых местах, среди скал, на высоте 1500—2200 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (вост. Трансвааль).

Для этого вида характерны двуцветные листья, нижняя поверхность которых беловойлочная, с выступающими жилками; стебель с длинными, вниз направленными прижатыми волосками, а также отогнутые зубцы чашечки.

4. *S. malacophylla* Skan, 1909, Kew Bull. 1909 : 421; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 60.

Описан из Южной Африки («Cape, Queenstown, 4000′, Galpin, 1955; Hangklip Mountain, 6300—6500′, Galpin, 5891»); typus: «Cape, Queenstown, 4000′, Galpin, 1955» (lectotypus (Godd, 1985) (K!)).

В горах на высоте 1300—2150 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (восток Капской пров.).

Согласно Codd (1985), этот вид является относительно малоизученным. Он близок к *S. sessilifolia*, от которого отличается черешковыми, до 2 см дл., листьями, 4—6 (а не 2(4))-цветковыми «мутовками» и розовато-лиловыми венчиками.

5. *S. sessilifolia* E. Mey. ex Benth., 1838, in E. Mey., Comm. Pl. Afr. Austr. 1, 2 : 239; Benth, 1848, in DC., Prodr. 12 : 476; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 60. — *S. bachmannii* Gürke, 1898, Bot. Jahrb. 26 : 75.

Описан из Южной Африки; typus: «Cape, between Umzimvubu and Umsikaba Rivers, Drege, 4752» (holotypus — K!).

На лугах. — Южно-Африканская Республика (Транскей и восток Капской пров.).

Малоизученный (Codd, 1985) вид, его характерным признаком являются почти сидячие дельтовидные листья.

6. *S. aethiopica* L., 1767, Mant. 1 : 82; Benth, 1848, in DC., Prodr. 12 : 476; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 62. — *Betonica capensis* Burm. f., 1768, Fl. Cap. Prodr. : 16. — *S. pulchella* Salisb., 1796, Prodr. : 83. — *S. serrulata* Bursh. ex Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 549 (typus: «Cape, near Knysna, Burshell, 5155», K, holotypus!). — *S. aethiopica* var. *grandiflora* Bursh. ex Benth., 1838, in E. Mey., Comm. Pl. Afr. Austr. 1, 2 : 239 (typus: «Cape, Klein Winterhoek, Drege, 75d», K, holotypus!). — *S. aethiopica* L. var. *hispidissima* Benth., l. c. : 239 (typus: «Cape, Hex River Kloof, Drege, 75h», K, holotypus!). — *S. capensis* C. Presl, 1844, Bot. Bemerk. : 100 (typus: «Cape, Krebs 273», PRC, holotypus!). — *S. hispidula* Hohst., 1845, Flora (Regensb.) 28 : 66. — *S. fruticetorum* Briq., 1903, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 3 : 1083. — *S. aethiopica* var. *glandulifera* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 348 (typus: «Zwartkei River, Baur; Uitenhage Div. Vanstadens Berg, Mac Owan, 559», K, syntypi!). — *S. aethiopica* var. *parviflora* Skan, 1910, l. c. : 348 (typus: «Cape, Signal Station, Wolley-Dod, 3048», syntypus, K!). — *S. attenuata* Skan, 1910, l. c. 5, 1 : 351 (syntypi: «Cape, near Bains Kloof, Bolus, 2896; Paarl Mtn, Drege, 75b», K!). — *S. harveyi* Skan, 1910, l. c. : 350.

Описан из Южной Африки; typus: «Cape province»; LINN 736.13 (Codd, 1985).

На травянистых, песчаниковых склонах гор и среди скал, в сухих редколесьях, в зарослях прибрежных дюн. — Южно-Африканская Республика (Оранжевый свободный штат, Наталь, Транскей, Капская пров.), Лесото.

Широко распространенный, исключительно полиморфный вид, имеющий 4—6-цветковые «мутовки», венчики белого, розового или лилового цвета, яйцевидно-дельтовидные листья с глубокосердцевидным основанием, нижняя поверхность которых покрыта щетинистым, реже тонковойлочным или густым железистым опушением. По сравнению с наиболее близким к нему видом *S. natalensis* (имеющим 2-цветковые «мутовки» и несколько иное опушение (чаще волосистое)), у *S. aethiopica* более южный ареал.

7. *S. natalensis* Hohst., 1845, Flora (Regensb.) 28 : 65; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 61. — *S. transvaalensis* Gürke, 1901, Bot. Jb. 28 : 316 (typus: «Transvaal, Lydenburg distr., Wilms, 1136», BM!). — *S. leptoclada* Briq., 1903, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 3 : 1084.

Описан из Южной Африки («Natal, Table Mtn., Krauss, 1139»), typus: ? TUB.

Растения этого вида сравнительно низкорослые. Прямостоячие стебли достигают всего 10—20 см выс., однако ползучие побеги более длинные, до 50 см дл. Листья чаще мелкие (1.5 см дл., 1 см шир.), яйцевидные или дельтовидные.

a) *S. natalensis* Hohst. var. *natalensis*.

На каменистых холмах среди травы, полутенистых ущельях и лесистых склонах гор. — Южно-Африканская Республика (вост. Капской пров., сев., центр. Трансвааль, сев. и прибрежный Наталь), Свазиленд (сев.), Мозамбик, Зимбабве.

Опушение этой разновидности редковолосистое, войлочное или из редких шершавых волосков.

b) *S. natalensis* Hohst. var. *galpinii* (Briq.) Codd, 1977, Bothalia, 12 : 185. — *S. galpinii* Briq., 1903, Bull. Herb. Boiss., sér., 2, 3 : 1082. — *S. lupulina* Briq., 1903, l. c. : 1082. — *S. parilis* N. E. Br., 1901, Kew Bull. 1901 : 131 (typus: «Natal, Drakensberg, Tiger Cave Valley, Evans, 387», K!). — *S. villosissima* H. M. Forbes, 1941, Bothalia, 4 : 38.

Описан из Южной Африки; typus: «Transvaal, near Barberton, Galpin, 681» (K!).

В густой траве, часто среди скал. — Южно-Африканская Республика (центр. и вост. Трансвааль), Свазиленд (сев.).

От типовой разновидности отличается густоволосистым опушением стебля, листьев и чашечки.

8. *S. graciliflora* C. Presl, 1844, Bot. Bemerk. : 100; Benth, 1848, in DC., Prodr. 12 : 496; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 63. — *S. cooperi* Skan, 1909, Kew Bull. : 420 (syntypi: «Cape, Albany Distr., N 15, 1860, Cooper», K!, BM!; «Kentani, Pegler, N 908, IV 1909», K!).

Описан из Южной Африки; typus: «Cape, Krebs» (holotypus — PRC!).

Во влажных местах по краям леса, среди травы в склерофильных кустарниках (скрабах), в прибрежной зоне. — Южно-Африканская Республика (юг Капской пров., южн. Наталь).

Для растений этого вида характерны тонкие, довольно крупные листья (5 см дл., 4 см шир.) на черешках, а также соцветие с малым (1—4) числом «мутовок», чаще скученное.

9. *S. scabrida* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 349; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 64. — *S. priori* Skan, 1910, l. c. : 353 (typus: «Cape, Port Elizabeth, Algoa Bay, 22 XII 1847, Prior», K!).

Описан из Южной Африки lectotypus (Codd, 1985): «Cape, Central region, upper part of the Bruintjes Hoogte, Burshell, 3027» (K!).

Среди травы в прибрежных скрабах. — Южно-Африканская Республика (Капская пров. — от Стейнбурга до Книсны, южн. Транскей).

Листья и стебель этого вида имеют опушение из многоклеточных с бульбообразным основанием волосков, на стебле вниз направленных и придающих ему шершавость.

10. *S. cymbalaria* Briq., 1903, Bull. Herb. Boiss., sér. 2, 3 : 1088; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 65. — *S. aethiopica* var. *tenella* Kuntze, 1898, Rev. Gen. — 3, 2 : 262. — *S. cymbalaria* var. *alba* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 352 (typus: «Natal, Richmond, Medley Wood, 1846», holotypus — K!).

Описан из Южной Африки; typus: «Cape, Cradock div., on stony mountains Cooper, 516» (holotypus — K!).

Среди скал, в траве на освещенных каменистых горных склонах, на высоте 1000 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (Капская пров., Транскей, Южн. Наталь).

Изящное, небольшого (20—30 см дл.) размера стелющееся растение с мелкими, 1.5 см дл., 1 см шир., дельтовидно-округлыми листьями, 2-цветковыми мутовками и небольшими, 9—10 мм дл., венчиками, белого, розового или фиолетового цвета.

11. *S. sublobata* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 354; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 65.

Описан из Южной Африки («Coast region, Swellendamm distr.: Barrydale, 1200 ft., Galpin, 4425; Oudtshoorn Div., in thickets near the great Cango cave, about 2100 ft., 12244, Bolus»); lectotypus (Codd, 1985): «Cape, Coast region, Swellendamm distr.: Barrydale, 1200′, Galpin, 4425» (K!).

На холмах в финбоше на выс. 300—900 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (юго-зап. Капской пров.).

Характерным признаком этого вида является наличие листьев, сложенных вверх вдоль средней жилки. Близок к *S. cymbalaria*, от которого отличается листьями более глубоко городчатыми и более сильно развитым щетинистым опушением.

12. *S. flexuosa* Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 352; Codd, 1985, in Leistner, Fl. South. Afr. 28, 4 : 66.

Описан из Южной Африки; typus: «Cape, Stockenstroom district, mountain side at Old Katberg Pass, 5200′, Galpin, 2393» (holotypus — K!).

Среди скал на горных лугах, 1700 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (восток Капской пров., Транскей, Наталь-Драконовы горы).

Вид представлен низкорослыми (15—25 см выс.) стелющимися травами с мелкими листьями и фиолетовыми венчиками (у большинства видов этой секции венчики белые, кремовые, реже розовые).

13. *S. aculeolata* Hook. f., 1862, Journ. Proc. Linn. Soc., Bot. 6 : 18; Björnstad, Friis a. Thulin, 1971, Norveg. Journ. Bot. 18 : 121; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48 : 329; Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 439. — *S. sidamoensis* Gurke, 1905, Bot. Jahrb. Syst. 36 : 126. — *S. aspericaulis* Pax, 1907, Bot. Jahrb. Syst. 39 : 645. — *S. aculeolata* var. *camerunensis* T. C. E. Fries, 1923, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, 8 : 631, f. 2. — *S. aculeolata* var. *afromontana* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 633, f. 3 (typus: «Rwanda/Zair, Niragongo, 1666, R. E. Fries», holotypus — UPS!). — *S. bambuseti* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 635, f. 4 (typus: «Kenya, N 1197, R. E. Fries a. T. C. E. Fries», holotypus — UPS!, isotypus — K!). — *S. sidamoensis* Gürke f. *neumannii* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 637. — *S. aberdarica* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 637, f. 6 (typus: «Kenya, Mt Aberdare, N 2498, R. E. Fries a. T. C. E. Fries», holotypus — UPS!). — *S. lindblomiana* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 641, f. 7a (typus: «Kenya / Uganda, Mt Elgon, Lindblom», holotypus — S!). — *S. subrenifolia* T. C. E. Fries, 1923, l. c. : 644, f. 8 (typus: «Kenya, Mt Aberdare, N 2753, R. E. Fries a. T. C. E. Fries», holotypus — UPS!, isotypus — K!).

Описан из экваториальной Гвинеи; typus: «Fernando Po [Bioko], Clarens Peak, Mann, 319» (holotypus — K!).

Крайне полиморфный вид. Изучению его изменчивости было посвящено специальное исследование (Björnstad et al., 1971), результатом которого явилось сведение в синонимы к *S. aculeolata* нескольких видов и разновидностей, прежде рассматриваемых в качестве самостоятельных. Дальнейшее изучение этого комплекса видов было продолжено Y. B. Harvey (1996). *S. alpigena* T. C. E. Fries (см. ниже) рассматривается им в качестве самостоятельного вида. Проведенное мной изучение группы видов родства *S. aculeolata*, хотя и было достаточно подробным (обширный гербарный материал был изучен в Гербариях K, C, UPS), все же не может претендовать на исчерпывающее и не позволяет нам на этом этапе исследования сделать окончательный вывод о правильности сведения в синонимы, перечисленных в синонимике видов. Поэтому на данный момент мы в целом разделяем точку зрения Björnstad с соавт. (Björnstad et al., 1971), но вслед за Harvey *S. alpigena* принимаем в качестве самостоятельного вида. В пределах *S. aculeolata* мы различаем 2 разновидности.

a) *S. aculeolata* Hook. f. var. *aculeolata*.

В лесном подлеске на влажной почве, в заболоченных лесах и топких местах, а также на горных склонах на высоте 1200—3750 м над ур. м. — Гвинея, Нигерия, Камерун, Бурунди, Руанда, Заир, Эфиопия, Уганда, Кения и Танзания.

Для этой разновидности характерно наличие на стебле и черешках листьев крючковидных, вниз направленных жестких волосков.

b) *S. aculeolata* Hook. f. var. *inermis* Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 440.

Описан из Уганды; typus: «Uganda, Toro district, Davis, 100» (holotypus — K!, isotypus — BM!).

В лесах на умеренно затененных местах, в подлеске на влажной почве на высоте (1800) 2790—3300 м над ур. м. — Бурунди, Уганда, Заир, Танзания, Малави.

Стебли и черешки листьев у этой разновидности без колючек.

14. *S. alpigena* T. C. E. Fries, 1923, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, 8 : 641, f. 7b; Björnstad, Friis a. Thulin, 1971, Norveg. J. Bot. 18 : 121, pro syn. *S. aculeolata* Hook. f.; Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48 : 320; Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 442.

Описан из Кении; typus: «Kenia, Mt Aberdare, 2900 m, 13 III 1922, R. E. a. T. C. E. Fries, 2384» (holotypus — UPS!, isotypus — K!).

Растения этого вида характеризуются почти округлыми листьями и не имеют колючек на стебле и черешках.

a) *S. alpigena* T. C. E. Fries subsp. *alpigena*.

Среди полукустарничков как стелющееся почвопокровное растение, а также в подлеске горных лесов, на высоте 2900—3750 м над ур. м. — Кения, Руанда.

Типовой подвид характеризуется мелкими (8—13 мм дл.) венчиками и листьями с 7—12 зубчиками по краю.

b) *S. alpigena* T. C. E. Fries subsp. *longipetala* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48 : 330, fig. 1, E—H; Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 443.

Описан из Эфиопии; typus: «Ethiopia, Bale adm. region, Sebsebe, 2452» (holotypus — ETH, isotypus — K!).

На лугах, на влажной почве в тенистых лесах, по днищам долин, на высоте 1750—3800 м над ур. м. — Эфиопия.

Для этого подвида характерны более крупные (14—20 мм дл.) венчики и листья с большим (30) числом зубчиков по краю.

15. *S. didymantha* Brenan, 1954, Mem. New York Bot. Gard. 9, 1 : 53; Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 448.

Описан из Южной Африки (Малави); typus: «Malawi, Mulanje District, Brass, 16792» (holotypus — K!, isotypus — BM!).

Среди кустарников, на галечниках, в подлеске, по краям леса и на лугах, на высоте 1800—2940 м над ур. м. — Малави (эндемик горы Mulanje).

Изящное стелющееся растение 0.5—2 м дл., с яйцевидно-ланцетовидными листьями, 2(4)-цветковыми мутовками и сравнительно крупными (до 18 мм дл.) белыми (розовыми) венчиками.

16. *S. glandulibracteata* Y. B. Harv., 1996, Kew Bull. 51, 3 : 452.

Описан из Танзании; typus: «Tanzania, Mbeya Distr., Richards 17016» (holotypus — K!).

Вдоль ручьев и рек, на сырых местах среди густой растительности, по окраинам леса и на лугах, на плоскогорьях, на высоте 1950—2100 м над ур. м. — Танзания.

Вид близок к *S. pseudohumifusa* (см. ниже), от которого отличается стелющейся формой роста и отсутствием колючек на стебле.

17. *S. pseudohumifusa* Sebsebe, 1993, Kew Bull. 48 : 117; Y. B. Harvey, 1996, Kew Bull. 51, 3 : 449.

Описан из Танзании; typus: «Tanzania, Iringa Distr., Bidgood, Mwasumbi and Vollesen, 839» (holotypus — K!).

Растения этого вида характеризуются прямостоячим стеблем и более узкими по сравнению со *S. didymantha* ланцетовидными листьями, имеющими некоторое сходство с видами родства *S. palustris* из секции *Stachys*. Стебли снабжены вниз направленными колючими волосками, «мутовки» (2)6-цветковые.

a) *S. pseudohumifusa* Sebsebe subsp. *pseudohumifusa*.

На временных (пересыхающих) болотах, вдоль небольших ручьев, в траве, в топких местах около воды на высоте 1700—2214 м над ур. м. — Танзания.

Для этого подвида характерны более узкие по сравнению с остальными подвидами, до 14 мм шир., прижатые к стеблю листья, наличие железистых волосков на стебле, а также 2-цветковые «мутовки» с венчиками белого или голубого цвета. Голубой цвет венчика в роде *Stachys* — исключительно редкое явление.

b) *S. pseudohumifusa* Sebsebe subsp. *minutiflora* Y. B. Harv., 1996, Kew Bull. 51, 3 : 451.

Описан из Замбии; typus: «Zambia, Mwinilunga District, Milne-Redhead, 3400 (holotypus — K!).

Среди высокой травы, вдоль ручьев и рек, на открытых местах, на высоте 1850—2100 м над ур. м. — Замбия.

Хорошо отличается от 2 других подвидов мелкими, 5—6 мм дл., венчиками белого цвета и длинными, до 16 мм дл., прицветными листьями (возможно, этот таксон заслуживает ранга вида, но поскольку нам удалось изучить только типовой образец, мы на данном этапе исследования рассматриваем это растение в качестве подвида).

c) *S. pseudohumifusa* Sebsebe subsp. *saxeri* Y. B. Harv., 1996, Kew Bull. 51, 3 : 451.

Описан из Камеруна; typus: «Cameroon, Dschange, Saxer, 180» (holotypus — K!).

Вдоль ручьев, среди травы, на заболоченных лугах и болотах, на высоте 1800—2640 м на дур. м. — Нигерия, Камерун.

Для этого подвида характерны более широкие (до 22 мм шир.) листья, а также венчик белого или голубого цвета.

18. *S. humifusa* Burch ex. Benth., 1834, Lab. Gen. Sp. : 547; Benth., 1848, in DC., Prodr. 12 : 476; Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 358; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 66. — *S. subsessilis* Burch. ex Benth., 1834, l. c. (lectotypus (Codd, 1985): «Cape, near Port Elizabeth, 4326, Burchell», K!). : 548; Skan, 1910, l. c. 5, 1 : 353. — *S. tenella* Skan, 1910, l. c. 5, 1 : 358 (typus: «Cape, Griqualand East, near Kokstad, in paludosis, XI 1853, 4200′, W. Tyson», holotypus — K!).

Описан из Южной Африки; typus: «Cape, Bathurst district, Kowie, Burchell, 3794» (holotypus — K!).

На лугах в низинах. — Южно-Африканская Республика (Капская пров.).

Для вида характерны ползучий стебель, сидячие или короткочерешковые ланцетовидно-дельтовидные листья, городчатые по краю и довольно мелкий, 8—10 мм дл., венчик.

19. *S. rivularis* Woods et Evans, 1897 Journ. Bot. Lond. 35 : 489; Skan, 1910, in Thiselton-Dyer, Fl. Cap. 5, 1 : 358; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4 : 66. — *S. schlechteri* Gürke, 1898, Bot. Jahrb. 26 : 74 (typus: «Natal, Mooi River, N 6837, Schlechter», holotypus — K!).

Описан из Южной Африки; typus: «Natal, Mooi River, Medley Wood, 4—5000′, 8 XII 1896, N 6252» (holotypus — NH; isotypus — K!).

На лугах на высоте 1500 м над ур. м. — Южно-Африканская Республика (Наталь).

Низкорослое, 20—30 см выс., растение, близкое к *S. humifusa*, но отличающееся от него наличием многочисленных прямостоячих стеблей, отходящих от основания. Codd (1985) указывает на сравнительно малую изученность этого вида.

Следует отметить, что *S. glandulibracteata*, *S. humifusa*, *S. pseudohumifusa* и *S. rivularis* несколько отличаются от остальных видов секции более удлиненными листьями, последние 2 вида к тому же имеют прямостоячие (или слегка восходящие) стебли. Возможно, эту группу видов следовало бы выделить в отдельную подсекцию, однако отсутствие у нас достаточного количества репрезентативного материала на данном этапе исследования не позволяет нам этого сделать.

## Благодарности

Работа была выполнена в рамках гранта президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-2198.2003.4).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Bentham G.* Labiatarum Genera et Species. London, 1834. 783 p.

*Bentham G. Labiatae* // Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Pars 12. P. 65—96.

*Björnstad I. N., Friis I., Thulin M.* A revision of the *Stachys aculeolata* group (*Labiatae*) in Tropical Africa // Norw. J. Bot. 1971. Vol. 18. N 3—4. P. 121—137.

*Briquet J. Stachys* L. // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Teil 4, Abt. 3a. S. 261—267.

*Codd L. E.* A note on the *Stachys aethiopica* complex // Bothalia. 1977. Vol. 12. N 2. P. 181—189.

*Codd L. E. Stachys* L. // Ed. by O. A. Leistner. Flora of Southern Africa. Pretoria, 1985. Vol. 28. Pt 4. P. 51—78.

*Harvey Y. B.* The *Stachys aculeolata/aethiopica* complex in tropical Africa // Kew Bull. 1996. Vol. 51. N 3. P. 433—451.

SUMMARY

The new section *Prostratae* Krestovsk. of *Stachys* from tropical and South Africa is described. Its species grow in mountain regions in damp and shady places, among rocks, in grassland and forest fringes. All species within the section are herbs, often suffrutescent. Its most important characters are: stems branched, prostrate, procumbent or scandent; leaves petiolate, ovate to deltoid (rarely oblong-lanceolate or orbicular) with a cordate base; verticils fewflowered (2—4(6)); comparatively large, 10—20(30) mm long, corolla mainly white, with an exserted tube and often with a long lower lip. The indumentum is composed of simple unbranched trichomes. Most tropical species have retrorse prickles on the stems, sometimes on the petioles and on the nerves on the abaxial leaf surfaces. The new section has affinity to the section *Stachys*.

---

УДК 561.4 : 551.781.5(571.63)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

**© Б. И. Павлюткин**

# ПРЕДСТАВИТЕЛИ НАДПОРЯДКА *ERICANAE* ИЗ ОЛИГОЦЕНОВОЙ ВОЗНОВСКОЙ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

## B. I. PAVLYUTKIN. REPRESENTATIVES OF THE *ERICANAE* SUPERORDER FROM THE OLIGOCENE VOZNOVO FLORA OF THE PRIMORIE TERRITORY

Дальневосточный геологический институт РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)317847
E-mail: pavlyutkin@fegi.ru

Поступила 03.08.2005
Окончательный вариант получен 15.03.2006

Дана краткая характеристика олигоценовой возновской свиты Приморья и связанной с ней возновской флоры, насчитывающей, по результатам предварительного изучения, 67 видов. Приведены некоторые общие сведения по морфологии листа и экологии семейства вересковых (*Ericaceae*), представленных в указанной флоре пятью родами (*Rhododendron*, *Menziesia*, *Lyonia*, *Gaultheria*, *Arbutus*). Описано 7 видов, входящих в перечисленные роды (из них 6 — новые), а также по одному виду из родов *Clethra* (*Clethraceae*) и *Diospyros* (*Ebenaceae*).

Ключевые слова: *Ericaceae*, *Clethraceae*, *Ebenaceae*, ископаемая флора, олигоцен, Приморский край, Россия.

Ископаемая возновская флора геологически связана с одноименной свитой, распространенной в Зеркальненской впадине на восточном мегасклоне Сихотэ-Алиня в его южном секторе (Кавалеровский р-он, Приморский край; рис. 1). Третичная возновская свита выделена по предложению Е. В. Быковской (Решения..., 1958). Свита сложена часто переслаивающимися песчаниками с невыдержанными прослоями конгломератов и конгломерато-брекчий, алевролитами, углистыми сланцами. Она включает также пласты бурого угля промышленной мощности. Цвет пород меняется от светло-серого, белесого до шоколадно-коричневого и темно-серого, почти черного. Породы с неровным изломом, в той или иной степени окремненные, со значительной примесью тефрогенного материала. Максимальная мощность свиты оценивается величиной порядка 100 м, в большинстве изученных разрезов она не превышает первых десятков метров. Согласно результатам геологосъемочных работ (Михайлов и др., 1989), возновская свита залегает с размывом на коре выветривания базальтов, венчающих подстилающую светлинскую свиту, и перекрывается плиоцен-четвертичной (?) крушевской толщей.

Первоначально (Быковская, Подгорная, 1959) возновская свита, по результатам изучения соответствующей флоры (данные М. О. Борсук), датировалась олигоце-

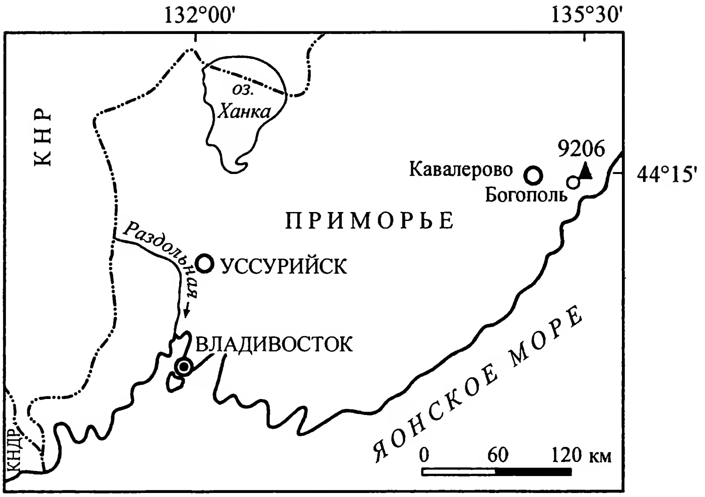


Рис. 1. Типовое местонахождение возновской флоры.

ном. Позднее, в 1970-х гг. возраст возновской свиты, как и большинства стратонов в Приморье, ранее считавшихся палеогеновыми, был пересмотрен. Согласно материалам последнего стратиграфического совещания (Решения..., 1994), возновская свита помещена на уровень бикинского регионального горизонта (нижний—средний миоцен). В отличие от большинства коллег-биостратиграфов автор данной работы не считает указанные стратиграфические реформы сколько-нибудь обоснованными и целесообразными и придерживается исходной точки зрения на возраст, в частности и возновской свиты, рассматривая его в пределах олигоцена, более вероятно, позднего рюпеля—раннего хатта по Международной ярусной шкале.

В породах возновской свиты в ее типовой местности (бассейн р. Зеркальной, окрестности с. Богополь) обнаружены многочисленные макрофитофоссилии: отпечатки листьев, плодов, семян и облиственных побегов. В большинстве случаев макрофоссилии растений выглядят контрастно на вмещающих породах; многие из них весьма хорошей сохранности. К сожалению, они часто замещены буровато-черными агрегатами водных окислов железа и марганца. Последнее обстоятельство затрудняет получение информативных фотоизображений, позволяющих различать тонкие детали архитектуры листьев.

Основная часть коллекции собрана автором в 2003 г. при посещении типовой местности возновской свиты. Она дополнена сборами 2004 г., проведенными из того же разреза коллегами-геологами И. Ю. Чекрыжовым, Е. В. Митюревой и А. М. Паничевым, которым автор, пользуясь случаем, выражает искреннюю признательность. По результатам предварительного изучения, в составе возновского фитокомплекса, насчитывающего в целом около 500 макрофоссилий, установлено присутствие 67 морфотаксонов, большинство из них значится пока в открытой номенклатуре.

Степень участия хвощей и папоротников (*Equisetum*, *Botrychium*, *Adiantum*) ограничивается единичными экземплярами.

Группа голосеменных, доминирующих по численной представительности в коллекции (до 2/3), представлена четырьмя порядками: *Ginkgoales*, *Podocarpales*, *Pinales* и *Cupressales*. Наибольшим обилием и таксономическим разнообразием отличаются семейства *Pinaceae* (*Picea*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Pseudolarix*, *Larix*, *Pinus*) и *Taxodiaceae* (*Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*). Одни роды представлены остатками вегетативных органов, другие — только генеративными или теми и другими. Абсолютно доминируют опадающие побеги *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney (примерно 1/3 от общей численности коллекции); гораздо реже встречаются женские шишки метасеквойи. Обнаружены хвоя, шишки и семена *Pinus*, *Larix*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, а также хвоя, семена, семенные чешуи и фрагменты удлиненных побегов *Pseudolarix*.

Цветковые растения характеризуются преобладанием березовых (*Betula*, *Alnus*, *Carpinus*, *Ostya*, *Corylus*), реже буковых (преимущественно *Fagus*, единично *Quercus*). В меньшем количестве присутствуют гамамелидовые (*Liquidambar*), розоцветные (*Sorbus*, *Prunus*), бобовые, кленовые и конскокаштановые. Однако наибольший интерес в этой группе представляет находка отпечатков листьев вересковых — семейства довольно редкого в составе ископаемых флор. Просмотр литературных источников по основным монографически описанным флорам по территории бывшего СССР показывает, что лишь в отдельных из них отмечено присутствие представителей сем. *Ericaceae.* Не являются исключением в этом смысле и дальневосточные третичные флоры России. Например, в довольно хорошо изученных миоценовых флорах Приморья (усть-суйфунской, ханкайской, синеутесовской) вересковые либо не обнаружены вовсе, либо указания на их присутствие малодостоверны. Последнее обстоятельство связано отчасти с трудностями опознания листьев ископаемых представителей этого семейства в коллекциях и их идентификации с конкретными родами.

Более информативными в отношении семейства вересковых являются третичные флоры Японии, но и в них отмечается присутствие главным образом рода *Rhododendron*, гораздо реже встречаются *Enkianthus*, *Vaccinium*, *Chamaedaphne*, *Tripetaleia.* Следует заметить, что ареалы большинства родов рассматриваемого семейства приурочены к районам с более или менее равномерным увлажнением по сезонам года; наиболее холодостойкие из них нуждаются в устойчивом и глубоком снежном покрове. Последнее особенно касается вечнозеленых видов, представленных в областях с холодным и холодно-умеренным типами климата низкими кустарниками и кустарничками, часто образующими стелющиеся формы. В этом смысле весьма показательны современные флоры Камчатки, Курильских островов, Сахалина и Приморья. Наиболее разнообразны вересковые на Южных Курилах. Здесь насчитывается более 10 родов, включая довольно «экзотичные» *Menziesia*, *Gaultheria*, *Eubotryoides* и другие, в то время как в Приморье, особенно в западных районах, отличающихся суровыми малоснежными зимами, набор вересковых весьма ограниченный, к тому же представлены они листопадными формами.

Многие вересковые входят в состав подлеска горных лесов в самых различных климатических зонах как прибрежной, так и внутриконтинентальной областей, где они находят подходящие для себя условия. Особенно богаты вересковыми прибрежные и горные леса Японии, горные леса юго-западного Китая, где остальные члены семейства имеют габитус довольно высоких деревьев. Разнообразны вересковые и в приатлантических районах Северной Америки.

В возновской флоре сем. *Ericaceae* представлено пятью родами: *Rhododendron* (3 вида), *Menziesia* (1 вид), *Lyonia* (1 вид), *Gaultheria* (1 вид), *Arbutus* (1 вид). Кроме того, в ней обнаружено присутствие близкого вересковым по экологическим условиям рода *Clethra* (*Clethraceae*). Последний нередко отмечается в составе японских миоценовых флор, но на территории российского Дальнего Востока находки его пока не были известны. Более обычен в ископаемых флорах российского Дальнего Востока род *Diospyros*, присутствие которого также установлено в возновской флоре.

Листья вересковых чаще мелкие, у многих с максимальной шириной преимущественно в верхней части пластинки, с коротко заостренной, округлой или выемчатой верхушкой, клиновидным или округлым основанием, более или менее плавно соединяющимися с черешком, обычно коротким, толстоватым. Они простые, цельные, очередные, часто скученные на верхушках побегов, где образуют подобие ложных мутовок; голые или в разной степени опушенные, особенно по жилкам снизу. Волоски простые, щетинистые или шиповидные. Край листьев с ресничками, пильчатый, городчатый или цельный, причем разный тип наблюдается в пределах одного рода или даже вида. Листья, например некоторых видов *Vaccinium* и *Arbutus*, могут иметь на отдельных участках края отчетливые выраженные зубчики, тогда как на остальной части — край цельный. У большинства видов с зубчатым краем зубчатость проявляется либо на всем протяжении края, либо в верхней части пластинки. Зубцы шлемовидные с незначительно оттянутыми кончиками, либо клювовидные, острые с выпуклой внешней и вогнутой внутренней сторонами и узкозакругленными бухточками, либо, наконец, ступенчатые, низкие, едва заметные, с мелкими железками на кончиках. У цельнокрайных видов край нередко мелкоэродированный, а у вечнозеленых — он обычно в той или иной степени завернут вниз (эрикоидный тип края).

Жилкование перистое: брохидодромное, эвкамптодромное, ретикулодромное, кладодромное; довольно обычны вставочные жилки. Главная жилка нередко вблизи верхушки листа образует мозолевидное утолщение — важный диагностический признак листьев вересковых. Третичные жилки могут быть сетчатыми и сквозными, в последнем случае они ориентированы различно по отношению к главной жилке от субперпендикулярных к ней до почти параллельных. Жилки более высоких порядков формируют сеть из полигональных ячеек, в которых просматриваются конечные жилочки. Сеть жилок выражена по-разному: главная жилка может сильно выступать снизу (*Arbutus*), а может быть, напротив, сильно уплощенной (*Menziesia*); жилки более высоких порядков у листопадных видов четко проявлены, у вечнозеленых — очертания их несколько размыты из-за погруженности в мезофилл. Для жилок, начиная с вторичных, характерна извилистость.

Ниже приведено описание ископаемых растений — представителей семейств *Clethraceae*, *Ericaceae* и *Ebenaceae* (надпорядок *Ericanae*) — из олигоценовой возновской флоры.

## Сем. *CLETHRACEAE*

### Род *CLETHRA* L.

### *Clethra maximowiczii* Nath.

Табл. I, *1*, *2*; рис. 2

*C. maximowiczii* Nath., 1883, Sv. Vet.-Acad. Handl. 20, 2 : 51, tab. 11, fig. 18—20; Huzioka, Uemura, 1974, Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 17, 4 : 356; Tanai, 1976, Journ. Fac. Sci Hokkaido Univ. 17, 2 : 338, tab. 7, fig. 2, tab. 8, fig. 1, tab. 9, fig. 10, text-fig. 6, i, j; Ozaki, 1980, Sci. Rep. Yokohama Natn. Univ. Sect. 2, 27 : 36, tab. 2, fig. 5, tab. 3, fig. 5. — *Clethra barbinervis* Siebold et Zucc.: Onoe, 1989, Rep. Geol. Surv. Japan, 269 : 127, tab. 26, fig. 3, 4. — *Clethra* cf. *barbinervis* Siebold et Zucc.: K. Suz., 1959, Monogr. Assoc. Geol. Collab. Japan, 9 : 42, tab. 5, fig. 4. — *Clethra* sp.: Tanai, Onoe, 1961, Rep. Geol. Surv. Japan, 187 : 54, tab. 17, fig. 9.

Лектотип (Tanai, 1976): отпечаток листа, кол. SMNH, № обр. не указан; плиоцен, Mogi (Япония), Nathorst, 1883, l. c. : 51, tab. 11, fig. 19.

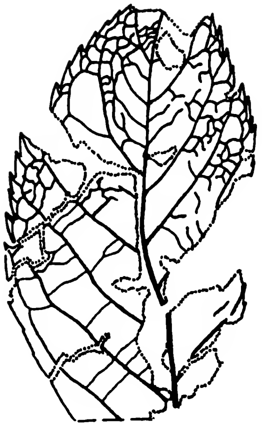


Рис. 2. *Clethra maximowiczii*, кол. 9206, обр. 413.

В возновской коллекции род *Clethra* представлен единственным отпечатком листа с обломанным основанием и частично поврежденной верхушкой. Несмотря на неполную сохранность, экземпляр обнаруживает основные признаки вида *C. maximowiczii.* Лист, по-видимому, 8—9 см дл. (сохранилось 5.5 см) и 3 см шир., предположительно обратнояйцевидный, верхушка острая, но кончик ее не сохранился. Край отчетливо зубчатый в верхней половине (3—4 зубца на 1 см края), ниже зубцы редуцируются и нижняя треть листа, по-видимому, цельнокрайная. Главная жилка сравнительно тонкая: в основании сохранившейся части листа ее толщина около 0.6 мм, вблизи верхушки она утончается примерно втрое. Вторичные жилки, (вероятно, 6—7 пар) отходят на правой половине листа под углом 35° с интервалом 0.4 см, а на левой — под углом 55° и заканчиваются на правой половине угловатыми анастомозами, а на левой половине серией убывающих петель. В широких интервалах отмечаются тонкие вставочные жилки. Третичные жилки в нижней половине листа (3 на 1 см) прямые, перпендикулярные вторичным, в верхней половине листа их рисунок усложняется, приобретая облик переходный к сетчатому (рис. 2). Жилки следующих порядков образуют полигональные ячейки, в которых просматриваются свободные окончания жилочек. Возновский экземпляр отличается от лектотипа вида и большинства листьев современной *C. barbinervis* Siebold et Zucc. (табл. I, *10*), с которой он сближается, слегка выпуклым краем нижней половины листа, малым числом вторичных жилок и их отхождением в средней части листа на одной его половине через широкие интервалы. Согласно сообщению И. А. Ильинской, подобные листья отмечены у современной *C. barbinervis* (Гербарий LE (БИН РАН)), но они гораздо более редкие и, как правило, мелкие. Необходимо заметить, что и лектотип ископаемого вида отличается очертаниями зубцов и рисунком жилок вблизи них от современной *C. barbinervis.* У последней зубцы более или менее длинно заостренные, а ответвления в них обычно достигают сначала бухточек и только здесь от них отходят тонкие веточки, следующие вдоль апикальной стороны зубца в его кончик, тогда как у лектотипа ископаемого вида зубцы коротко заостренные, а ответвления в их кончики непосредственно следуют вдоль осевой линии зубца.

Материал: кол. 9206, обр. 413.

Местонахождения: миоцен, плиоцен Японии; олигоцен, Богополь (Приморье).

Примечание: В синонимику рассматриваемого вида не включен экземпляр из позднетретичной японской флоры Sanabuchi (Tanai, Suzuki, 1965 : tab. 6, fig. 1). Судя по мелким частым зубчикам и регулярно отходящим вторичным жилкам, образующим вблизи края петли правильной формы, лист, возможно, относится к конскому каштану.

## Сем. *ERICACEAE*

### Род *RHODODENDRON* L.

### *Rhododendron minasense* Huz. et Uemura

Табл. I, *3*, *4*; рис. 3

*R. minasense* Huz. et Uemura 1974, Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 17, 4 : 356, tab. 10, fig. 6, 6a, text-fig. 5.

Голотип: отпечаток листа, кол. AKMG, обр. 7657; Huzioka, Uemura 1974, 1. c. : 357, tab. 10, fig. 6.

Полностью сохранившийся лист из возновской коллекции характеризуется небольшими размерами (2.2 см дл. и 1.2 см шир.), яйцевидной формой с куполообразной верхушкой и несколько низбегающим на черешок клиновидным основанием. Главная жилка заканчивается отчетливо выраженным мозолевидным утолщением. По основным параметрам, включая сетчатое жилкование высоких порядков (рис. 3), данный экземпляр отвечает признакам вида, описанного в составе позднемиоценовой японской флоры Sanzugawa. Авторы вида (Huzioka, Uemura, 1974) отмечают его сходство с современными *R. kaempferi* Planch. и *R. semibarbatum* Maxim., широко распространенными на территории Японии.

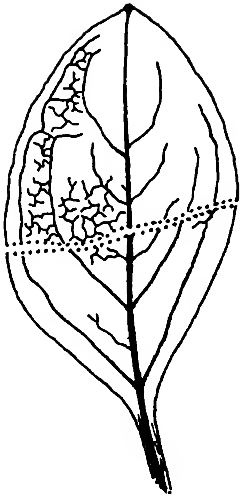


Рис. 3. *Rhododendron minasense*, кол. 9206, обр. 261, ×2.5.

Материал: кол. 9206, обр. 261.

Местонахождения: верхний миоцен, Kurosawagawa (Япония); олигоцен, Богополь (Приморье).

### **Rhododendron voznovicum Pavlyutkin sp. nov.**

Табл. I, *5*, *6*; III, *7*

Leaf minute; lamina elliptical length 5 cm, width 2 cm; base round-cuneate; apex probably shortly pointed; petiole length 0.7 cm; margin entire; venation brochidodromous; primary vein weak strong end in glandule; secondaries (about 8 pairs) slightly irregular evenly up-curved diverge from the midrib at angle 50—60° forming broad loops near the margin; between main loops and margin are additional loops; tertiary veins alternate percurent course variable; higher order veins form net with minute pentagonal meshes.

Holotype: leaf impression, Primorve, Bogopol, Oligocene, Coll. 9206, specimen 236, tab. I, fig. 5 (FEGI — Far East Geological Institute).

Листья мелкие (3—5 см дл., 2 см шир.) эллиптические, продолговато-эллиптические с клиновидным или округло-клиновидным основанием и коротко заостренной верхушкой (у голотипа кончик ее обломан). Край цельный, слегка мелкоэродированный. Сеть жилок четко выраженная. Главная жилка тонкая, заканчивается в верхушке листа мозолевидным утолщением (табл. III, *7*). Вторичные жилки (6—8 пар) параллельные, отходят от главной с заметной нерегулярностью под углом 45—60° и следуют к краю, слегка изгибаясь и формируя вблизи него коленчатые петли. Между основными петлями и краем видны более мелкие дополнительные петли. Характерны ломано-извилистые вставочные жилки (до трех в интервале между вторичными), как минимум вдвое тоньше вторичных, из них одна развита значительно сильнее. Обычно она протягивается конформно простиранию вторичных жилок, тогда как другие вставочные жилки, существенно более короткие, имеют различную ориентировку — от конформных вторичным до субперпендикулярных главной жилке. Третичные жилки сетчато-сквозные: вблизи основных петель они субперпендикулярны вторичным жилкам, а в окрестностях главной жилки их рисунок более похож на сетчатый. Жилки следующего порядка формируют сеточку с полигональными изометричными ячейками. Черешок короткий, вдвое толще основания главной жилки; у голотипа он не сохранился.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита; Богополь (Приморье), кол. 9206, обр. 236 (табл. I, *5*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: от названия «возновская свита».

Материал: кол. 9206, обр. 236, 301.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

### Rhododendron bogopolense Pavlyutkin sp. nov.

Табл. II, *1*, *2*; рис. 4

Leaf complete; lamina oblong-lanceolate length 3.5 cm, width 1.0 cm; base broad-rounded, apex long-acuminate; petiole thick length 0.6 cm; margin entire slightly erosoed; venation eucamptodromous; primary vein weak strong end to tip in minute glandule; secondaries (probably 10 pairs) very irregular broadly sinuous form cranced loops fair distance from the margin; between main loops and margin are additional loops; intersecondaries simple branched to end; tertiary veins course variable; higher order veins form lace-like net with very minute meshes.

Holotype: leaf impression, Primorye, Bogopol, Oligocene, Coll. 9206, specimen 54, tab. II, fig. 2 (FEGI — Far East Geological Institute).

Лист полностью сохранившийся, 3.5 см дл., 1.1 см шир., продолговато-ланцетный, с округлым основанием и постепенно суженной, острой верхушкой. Край цельный мелкоэродированный. Жилкование эвкамптодромное. Главная жилка, прямая тонкая, заканчивается в кончике мозолевидным утолщением. Вторичные жилки (около 10 пар) отличаются резко выраженной нерегулярностью: меняются интервалы и углы отхождения их от главной жилки от 45° на одной половине листа до почти прямого на другой. Жилки весьма прихотливо изогнуты, они соединяются, формируя довольно далеко от края основные петли, отделенные от него рядом мелких петель (рис. 4). Весьма характерны вставочные жилки, мало уступающие по толщине вторичным. Они разветвляются на конце; веточки соединяются с соседними вторичными жилками. Третичные жилки иногда перпендикулярны вторичным, но чаще имеют незакономерное расположение. Жилки более высоких порядков формируют сложный ячеистый рисунок. Черешок 0.6 см дл. и 1 мм толщ. в основании.

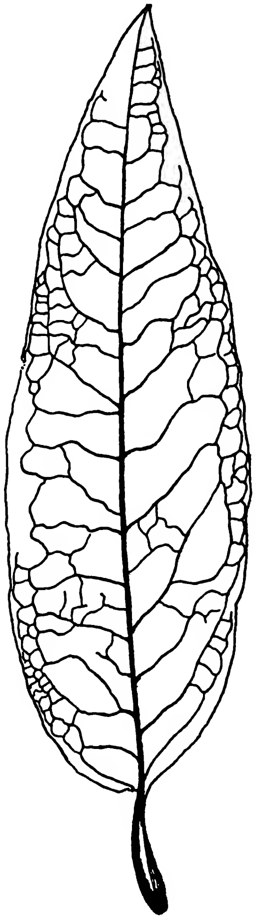


Рис. 4. *Rhododendron bogopolense*, кол. 9206. обр. 54, ×3.0.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита; Богополь (Приморье), кол. 9206, обр. 54 (табл. II, *2*); (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: от населенного пункта Богополь.

Сравнение. Среди ископаемых видов близкие аналоги не обнаружены. Из современных видов сходство по форме и рисунку жилкования проявляется с дальневосточным *R. mucronulatum* Turcz., произрастающим на юге Приморья и в Корее, который, однако, отличается клиновидным или узкоклиновидным основанием и отхождением вторичных жилок примерно под одинаковым углом на обеих половинах листа. Материал: кол. 9206, обр. 54.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

## Род *MENZIESIA* J. Smith

### Menziesia protopentandra Pavlyutkin sp. nov.

Табл. III, *3*, *4*; рис. 5

Leaf incomplete with partly base missing; lamina elliptical; length 3.7 cm (estimated), wight 1.6 cm; base apparently cuneate, apex gradually contracted with short-attenuated tip; margin entire slightly erosived; venation eucamptodromous; primary moderately thick at base (0.9 mm) but thining toward tip; secondaries (7 pairs) up-curved diverge from midrid somewhat asymmetrically slightly irregularly at angle 45—60° and form series of the gradually diminished loops along the margin; intersecondary veins short thin are only in broad areas; tertiaries thin course variable; higher order veins form lace-like net with very minute polygonal meshes.

Holotype: leaf impression, Primorye, Bogopol. Oligocene, Coll. 9206, specimen 363, tab. III, fig. 4 (FEGI — Far East Geological Institute).

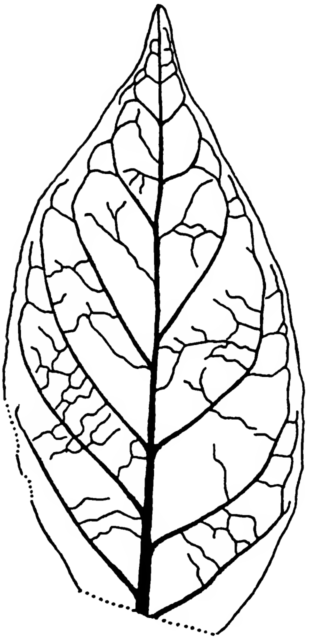


Рис. 5. *Menziesia protopentandra*, кол. 9206, обр. 363, ×2.5.

Лист мелкий с поврежденным основанием (3.7 см дл. — сохранившаяся часть и 1.6 см шир.), эллиптический, слегка несимметричный; основание, вероятно, клиновидное, верхушка заостренная с коротко оттянутым кончиком, край цельный, но мелкоэродированный. Жилкование эвкамптодромное: главная жилка умеренно толстая (0.9 мм в основании), но сильно истончающаяся к верхушке, заканчивается мелким мозолевидным утолщением; вторичные жилки в количестве 7 пар (не считая нескольких укороченных в кончике) отходят от главной с незначительной нерегулярностью под углом 45° на одной половине и 50—60° на другой и, почти прямые или слегка изогнутые кверху, формируют ряд округлых петель, последовательно уменьшающихся; в более широких интервалах отмечаются короткие тонкие вставочные жилки, ориентированные согласно вторичным или несколько косо по отношению к ним; одна из них достигает основной петли, остальные разветвляются на кончиках и сливаются с третичными жилками. Последние, очень тонкие, не имеют четко выраженной ориентировки, хотя в нижней части пластинки преобладает направление, субпараллельное главной жилке, а в верхней части — субперпендикулярное вторичным жилкам (рис. 5). Жилки более высоких порядков формируют сеточку с очень мелкими полигональными ячейками.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита: Богополь (Приморье), кол. 9206, обр. 363 (табл. III, *4*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: по сходству с современным видом *Menziesia pentandra* Maxim.

Род *Menziesia* (около 7 видов) распространен в Северной Америке и вдоль восточной окраины Азии (Япония, Сахалин, Курильские острова). Описываемый вид имеет сходство с современными *M. pentandra* Maxim. (табл. III, 8) и *M. cilicalyx* (Miq.) Maxim. У некоторых листьев последней, более узких и продолговатых по сравнению с листьями ископаемого вида, отмечается незначительная оттянутость кончика, вообще говоря не характерная для представителей данного рода. В ископаемом состоянии листья *Menziesia* до сих пор не были известны.

Материал: кол. 9206, обр. 363.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

### Род *LYONIA* Nutt.

### **Lyonia voznovica Pavlyutkin sp. now.**

Табл. I, *7*, *8*; рис. 6, *а*, *б*

Leaf small complete; lamina oval; length 2 cm, width 1.7 cm; base broad-rounded slightly cordate; apex shortly pointed with short-attenuated tip; margin entire slightly fine-erosived; petiole about 1 mm long; venation eucamptodromous; primary strong, moderately thin at base (0.4 mm) thinning toward apex; secondaries (6—7 pairs) thin up arched arise from primary at angle 50—90° slightly irregularly; upper pairs subopposite decurrenting along midrib; they form series normal loops near the margin; intersecondaries single very thin exten to 1/3—1/2 half-lamina branching to end and disappearing among tertiaries; the latters subperpendicular to secondaries; higher order veins form obscure net.

Holotype: leaf impression, Primorye, Bogopol, Oligocene. Coll. 9206, specimen 41, tab. I, fig. 8 (FEGI — Far East Geological Institute).

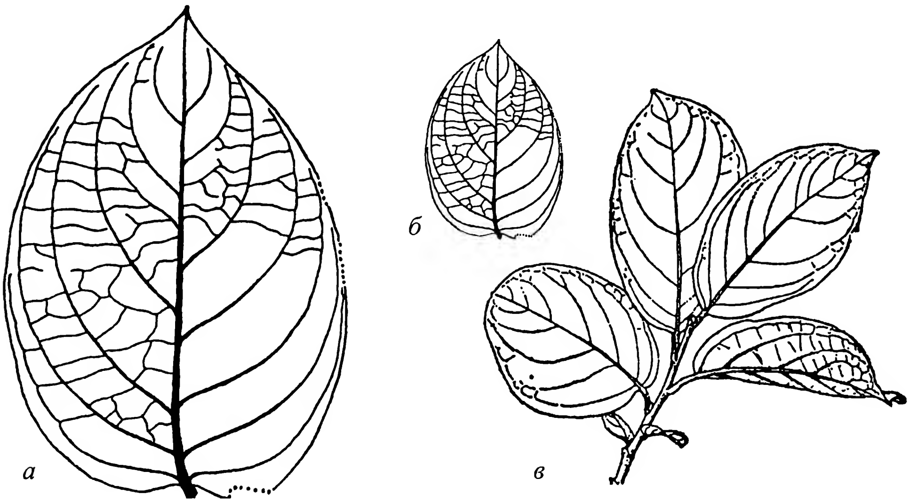


Рис. 6. *Lyonia vosnovica* (*а*, *б*) и *L. villosa* (*в*).
*а* — голотип, ×2.5; *б* — то же, ×1; *в* — Flora Reipublicae Sinicae, vol. 57 (3), text — fig. 11.

Лист полностью сохранившийся (лишь край слегка поврежден справа у основания и в средней части пластинки), 2 см дл., 1.7 см шир., овальный, с широкоокруглым выемчатым у черешка основанием и резко суженной верхушкой с едва заметно оттянутым кончиком. Край цельный, но на отдельных участках мелкоэродированный. Тип жилкования эвкамптодромный. Главная жилка тонкая (0.4 мм в основании), сильно утончающаяся к верхушке, где она заканчивается слабо заметным мозолевидным утолщением. Вторичные жилки (6 на одной стороне и 7 на другой) отходят очередно, немного нерегулярно; в широких интервалах в верхней половине листа наблюдаются короткие вставочные жилки, быстро теряющиеся среди третичных. Две нижние пары вторичных жилок, у которых хорошо заметно низбегание на главную, сближенные, супротивные. Угол отхождения меняется от прямого у нижней пары до 50° у верхних пар. Почти сразу после отхождения вторичные жилки плавно изгибаются кверху и следуют конформно краю в верхнюю половину листа, соединяясь каждая с вышерасположенной соседней рядом параллельных анастомозов с образованием серии петель (рис. 6, *а*). Третичные жилки слабо заметные, вероятно, из-за опушения листа. Они перпендикулярны вторичным, но в окрестностях главной жилки их рисунок усложняется, он становится близким к сетчатому. Жилки более высоких порядков не различимы. Длина сохранившейся части черешка около 1 мм.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита; Богополь (Приморье), кол. 9026, обр. 41 (табл. I, *8*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: от названия «возновская свита».

Описанный лист отнесен к роду *Lyonia* по характерному, очень своеобразному жилкованию, несколько похожему на жилкование некоторых кизиловых, от которых он отличается выемкой у черешка, мелкоэродированным бахромчатым краем и строением кончика. Листья представителей этого рода (≈30 видов в Восточной Азии и Северной Америке) характеризуются цельнокрайностью, хотя у некоторых видов отмечаются мелкие слабозаметные зубчики в верхней части листа. Сеть жилок выражена нерезко, к тому же опушение листа сильно маскирует рисунок жилок высоких порядков. Даже на гербарном материале (табл. I, *9*) они едва различимы. В ископаемом состоянии находки *Lyonia* необычайно редки: по крайней мере, среди известных восточноазиатских тафофлор они обнаружены, пожалуй, лишь в плейстоценовой японской флоре Shiobara (Onoe, 1989). Сведения о находках их в пределах территории бывшего СССР не зафиксированы.

Возновский экземпляр отличается от довольно широко распространенного вида *L. ovalifolia* (Wall.) Druce (табл. I, *9*) поведением вторичных жилок и в большей степени походит на мелколистную *L. villosa.* var *pubescens* (Franch.) Judd, произрастающую в Юго-Западном Китае (рис. 6, *в*).

Материал: кол. 9206, обр. 41.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

### Род *GAULTHERIA* Kalm ex L.

### **Gaultheria primorica Pavlyutkin sp. nov.**

Табл. III, *5*, *6*; рис. 7

Leaf comlete with petiole missing; lamina narrow-obovate; length 4.5 cm (estimated), 1.8 cm width; base cuneate; apex rounded; margin entire with obscure lowe teeth in upper part lamina; venation eucamptodromous; primary moderately thick at base thinning about apex; secondaries (7 pairs) arise irregularly; basal secondaries diverge at more acute angle than upper, forming loops enough far off margin; upper secondary veins form simple single loops; tertiaries sparse course variable; higher order veins indistinct; texture firm, apparently coriaceous.

Holotype: leaf impression, Primorye, Bogopol, Oligocene, Coll. 9206, specimen 356, tab. III, fig. 6 (FEGI — Far East Geological Institute).

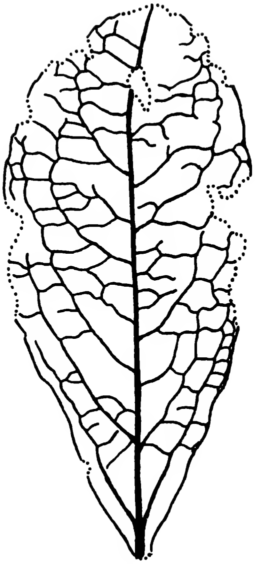


Рис. 7. *Gaultheria primorica*, кол. 9206, обр. 356, ×2.0.

Лист (4.5 см дл. — сохранившаяся часть и 1.8 см шир.) узко-обратнояйцевидный с клиновидным основанием, частично поврежденным, и округлой верхушкой. На большей части он цельнокрайный, лишь в верхней его трети просматриваются очень низкие расставленные зубчики, плохо различимые из-за подвернутости края. На отпечатке запечатлелась верхняя поверхность листа. Сеть жилок вдавленная, резко выраженная. Главная жилка прямая, около 1 мм толщ. в основании, к верхушке листа сильно истончается; вторичные жилки (7 пар) отходят нерегулярно (две нижние пары супротивные, остальные очередные); угол отхождения их от главной увеличивается от 30—45° у основания листа до почти прямого при верхушке; вторичные жилки образуют нечетко выраженные петли, причем в верхней части пластинки петли одиночные, простые, соединяющиеся далеко от края. Третичные жилки редкие (4 на 1 см), немногим уступающие по толщине вторичным, ориентированные, скорее, неупорядоченно, хотя и с некоторым преобладанием направления, субперпендикулярного главной жилке (рис. 7). Жилки более высоких порядков не различимы, зато просматривается тончайшая сеточка неясного происхождения. Подобная, но несколько более крупноячеистая сеточка наблюдается, согласно сообщению И. А. Ильинской, у современной *G. yunnanensis* (Fr.) Rehd. Текстура листа плотная; вид, скорее всего, вечнозеленый, что характерно для современных представителей рассматриваемого рода.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье), кол. 9026, обр. 356 (табл. III, *6*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: от названия географического региона Приморье.

Род *Gaultheria* насчитывает около 120 видов, распространенных в Азии, Северной Америке и Океании. Только в Китае известно 26 видов; один вид — *G. miqueliana* Takeda — встречается на Северном Сахалине и Курилах, на берегах горных ручьев и по окраинам осыпей в поясе кедрового стланика и каменноберезняков.

Ископаемые находки представителей рода достоверно не известны. *G. miyataensis* Huz. et Uemura из позднемиоценовой японской флоры Miyata (Huzioka, Uemura, 1973 : tab. 15, fig. 1, 1a, 2, 3), судя по тонким длинным острым зубчикам и тонкой густой сети жилок, возможно, принадлежит роду *Berberis*.

Среди современных видов некоторое сходство намечается с упомянутой выше *G. miqueliana* (табл. III, *9* ), у которой листья на верхушках побегов имеют форму, близкую таковой у описанного вида, но отличаются более четко выраженной зубчатостью края.

Материал: кол. 9206, обр. 356.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

## Род *ARBUTUS* L.

### Arbutus primorica Pavlyutkin sp. nov.

Табл. II, *3*—*5*; рис. 8

Leaf complete; lamina oblong-elliptic; length 4.6 cm, wigth 1.8 cm; base rounded slightly decurrent along petiole; apex abruptly contracted with shortly attenuated tip; petiole thick to 0.7 cm long; margin serrate with densely arranged teeth but in lowe portion of the lamina one entire; teeth minute with convex sides and blunted tip. Venation cladodromous; primary vein moderately thick strong; secondaries probably 10 pairs thin strong or slightly up-curved arise from midvein at angle 45° sometites branching once and agein course toward margin and forming crank-curved loops; tertiary veins obscure course variable; higher order veins form net with polygonal meshes.

Holotype: leaf impression. Primorye, Bogopol, Oligocene, Coll. 9206, specimen 49, tab. II, fig. 4 (FEGI — Far East geological Institute).

Листья мелкие, реже средние (3—9 см дл., 2—3.5 см шир.), продолговато-эллиптические, овальные; основание округлое, слегка низбегающее на черешок, верхушка резко суженная, закругленная с едва заметно оттянутым кончиком. Край пильчатый, вблизи основания цельный. Зубчики мелкие (до 8 на 1 см края в средней части пластинки), с притупленным кончиком, с вогнутыми сторонами в средней части листа и выпуклыми в верхней. Черешок до 1 см дл., толстоватый уплощенный, в верхней части отороченный листовой тканью. Жилкование семикраспедодромное. Главная жилка прямая, толщиной в основании 1 мм, но сильно утончающаяся к верхушке; вторичные жилки (около 10 пар) намного тоньше главной, слегка извилистые, отходят нерегулярно под углом 45—60° и почти прямые или слегка дуговидные, следуют в направлении края, неоднократно бифуркируя; ответвления соединяются петлями. Весьма характерны вставочные жилки, ломано-извилистые, конформные вторичным; они достигают середины полупластинки, теряясь затем среди третичных жилок. Последние (в числе 3 на 1 см) не имеют четко выраженной ориентировки либо проходят косо по отношению к вторичным. Жилки четвертого порядка формируют сеть с полигональными ячейками (рис. 8). Жилки следующего порядка образуют мелкоячеистую сеточку, похожую на пчелиные соты. Текстура плотная; вид, вероятно, вечнозеленый.

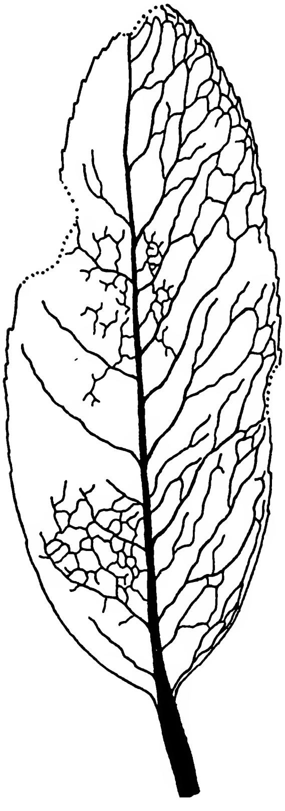


Рис. 8. *Arbutus primorica*, кол. 9206, обр. 49, ×2.0.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье), кол. 9206, обр. 49 (табл. II, *4*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Этимология: от названия географического региона Приморье.

Ареал рода *Arbutus* дизъюктивный: одна часть его связана со Средиземноморьем и прилегающей территорией, вторая — с Североамериканским континентом. В третичных Восточноазиатских флорах листья *Arbutus* до сих пор не были известны. Среди Североамериканских ископаемых находок наиболее близок *A. idahoensis*

(Knovlt.) Brown. (Brown, 1937 : tab. 59, fig. 2—4). Из современных видов сходство обнаруживается как с европейским *A. andrachne* L. (табл. II, *6*, *7*), так и с североамериканским *A. menziesii* Pursh. Ареал последнего приурочен к западному побережью США и прилегающей территории юго-запада Канады.

Материал: кол. 9206, обр. 17, 49, 55, 65, 103, 144, 156, 210, 233, 256, 369.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

## Сем. *EBENACEAE*

### Род *DIOSPYROS* L.

### **Diospyros anomala Pavlyutkin sp. nov.**

Табл. III, *1*, *2*, рис. 9

Leaf small incomplete with partly apex missing; lamina elliptical; length (estimated) 6.5 cm, width 2.5 cm; base round-cuneate slightly decurrent decurrent along petiole; margin entire but in upper part obscure dentate; teeth very minute spaced; petiole thick flatted 0.6 cm long; venation eucamptodromous; primary slightly curved, moderately thick at base but very thinnig toward apex; secondaries (7—8 pairs) thin slightly sinuous arise from primary at angle 30—45° extremely irregularly decurrent along midrib and form series abnormal loops near the margin; intersecondaries very thin exten to middle half-lamina branching to end and disappearing among tertiaries; the latters subreticulate course variable; higher order veins form net with well-developed quadrangular or pentagonal meshes.

Holotype: leaf impression, Primorye, Bogopol, Oligocene, Coll. 9206, specimen 252, tab. III, fig. 1 (FEGI — Far East Geological Institute).

Лист неполный (повреждена верхушка), эллиптический (6.5 см дл., 2.5 см шир.); основание округло-клиновидное, слегка низбегающее на черешок; край цельный, но в верхней трети появляются едва заметные, одиночные зубчики. Черешок толстый, уплощенный, 6 мм дл. Жилкование эвкамптодромное; главная жилка слегка изогнутая (вероятно, при захоронении), при основании около 1 мм толщ., но к верхушке сильно утончающаяся; вторичные жилки (6—7 пар, на сохранившейся части листа) в несколько раз тоньше главной, отходят крайне нерегулярно под углом 30—45° с выраженным низбеганием на главную жилку, круто поднимаются вверх, формируя серии нечетко выраженных петель; некоторые образуют более сложные формы в верхней части пластинки, бифуркируя на пути к краю, причем внутренняя веточка, в свою очередь, разветвляясь, теряется среди третичных жилок или соединяется с вышележащей вторичной; характерны вставочные жилки, которые либо достигают середины полупластинки и, разветвляясь, теряются среди третичных жилок, либо соединяются с главной жилкой, формируя небольшую петлю; третичные жилки слабо отличаются по толщине от жилок четвертого порядка и не имеют

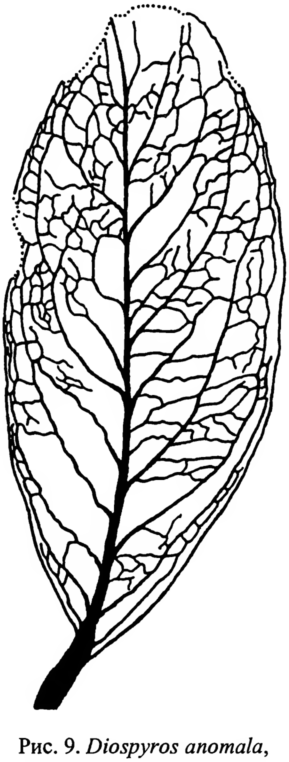


Рис. 9. *Diospyros anomala*, кол. 9206, обр. 252, ×1.5.

четко выраженной ориентировки; третичное жилкование, скорее, сетчатое, хотя более характерное направление, перпендикулярное главной жилке (рис. 9). Жилки следующих порядков формируют кружевную сеточку с полигональными, изометричными, реже слегка вытянутыми конформно третичным жилкам ячейками, в которых просматриваются жилочки, разветвляющиеся на кончиках.

Голотип: отпечаток листа, олигоцен, возновская свита; Богополь (Приморье), кол. 9026, обр. 252 (табл. III, *1*) (ДВГИ — Дальневосточный геологический институт).

Описанный лист отнесен к роду *Diospyros* по характерному, очень своеобразному жилкованию. Листья представителей этого рода (≈200 видов в Восточной Азии и Северной Америке) исключительно с цельным, хотя и мелкоэродированным краем. Последнее обстоятельство объясняет трудности, возникшие при определении родовой принадлежности листа и обусловившие видовой эпитет нового вида. Возможно, своеобразие возновского экземпляра объясняется всего лишь «искусным» повреждением края листа на отдельных участках, но не исключено, что это — реликтовая, рудиментарная особенность, еще сохранявшаяся у предковых форм хурмы. В ископаемом состоянии макроостатки *Diospyros* встречаются сравнительно редко. Из известных ископаемых видов аналоги с подобной характеристикой края не выявлены.

Из современных видов наибольшее сходство отмечается с восточноазиатской *D. chunii* Met. et L. Chen, произрастающей в Южном Китае, хотя у листьев этого вида наличие зубчиков не отмечается в описании (Yu, Chen, 1991).

Материал: кол. 9206, обр. 252.

Местонахождение: олигоцен, возновская свита, Богополь (Приморье).

## Благодарность

Автор выражает признательность И. А. Ильинской за ценные советы и рекомендации, касающиеся текста и иллюстративного материала, а также за любезно переданные фотографии листьев некоторых современных видов, частично приведенные в статье.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Байковская Т. Н.* Позднемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

*Быковская Е. В., Подгорная Н. С.* Стратиграфия и петрология верхнемеловых и третичных вулканогенных образований Ольга-Тетюхинского района // Инфор. сб. ВСЕГЕИ. Л., 1959. № 17. С. 29—40.

*Михайлов В. А., Феоктистов Ю. М., Климова Р. С.* Новые данные по фитостратиграфии кайнозоя восточной части Зеркальненской депрессии // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток, 1989. С. 38—49.

*Криштофович А. Н., Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л., 1965. 136 с.

*Павлюткин Б. И.* Позднемиоценовая флора юга Приморья. Владивосток, 2002. 192 с.

*Решения* Межведомственного совещания по выработке унифицированных стратиграфических схем для Дальнего Востока. М., 1958. 51 с.

*Решения* 4-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Дальнего Востока и Восточного Забайкалья (Хабаровск, 1990 г.). Хабаровск, 1994. 124 с.

*Brown R. W.* Additions to some fossil floras of the Western United States // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1937. N 186—J. P. 163—186.

*Huzioka K., Uemura K.* The Late Miocene Miyata Flora of Akita Prefecture Northeast Honshu, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. 1973. Vol. 16. N 4. P. 661—738.

*Huzioka K., Uemura K.* The Late Miocene Sanzugawa Flora of Akita Prefecture, Northeastern Honshu, Japan // Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. 1974. Vol. 17. N 4. P. 325—366.

*Onoe T.* Palaeoenvironmental analysis based on the Pleistocene Shiobara Flora in the Shiobara volcanic basin, Central Japan // Geol. Serv. Japan. 1989. Rep. 269. 207 p.

*Tanai T.* The revision of the Pliocene Mogi Flora, described by Nathorst (1883) and Florin (1920) // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1976. Vol. 17. N 2. P. 277—346.

*Tanai T., Suzuki N.* Miocene Floras in southwestern Hokkaido, Japan // Tertiary floras of Japan. 1963. P. 97—149 (Collab. Assoc. Comm. 80th Anniv. Geol. Surv. Japan).

*Tanai T., Suzuki N.* Late Tertiary floras from northeastern Hokkaido, Japan // Palaeont. Soc. Japan. 1965. N 10 (Spec. Pap.). P. 1—117.

*Yu C. H., Chen Z. L.* Leaf architecture of the woody dicotyledons from tropical and subtropical China. Beijing, 1991. 414 p.

## SUMMARY

Oligocene Voznovo flora of Primorie, which is related to the formation of the same name, has been characterized. According to a preliminary research, the Voznovo flora consists of 67 species. Some general information on ecology and leaf morphology of *Ericaceae* family has been considered. Seven species (6 of them new species) belonging to *Rhododendron*, *Menziesia*, *Lyonia*, *Gaultheria*, and *Arbutus* general have been described. The descriptions of *Clethra maximowiczii* and *Diospyros anomala* sp. nov. are given.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.1)

© Б. Ф. Свириденко, И. В. Бекишева, Н. В. Пликина, Р. Г. Зарипов,
О. Е. Токарь, Т. В. Свириденко, И. Н. Шипицина

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ОМСКОЙ, ТЮМЕНСКОЙ И НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТЯХ

B. F. SVIRIDENKO, I. V. BEKISHEVA, N. V. PLIKINA, R. G. ZARIPOV, O. E. TOKAR, T. V. SVIRIDENKO, I. N. SHIPITSINA. FLORISTIC RECORDS IN THE OMSK, TYUMEN AND NOVOSIBIRSK REGIONS

Омский государственный педагогический университет
644099 Омск, Набережная Тухачевского, 14
E-mail: botany@omgpu.omsk.edu
Поступила 12.12.2005
Окончательный вариант получен 14.02.2006

Приведены новые данные о местонахождениях 14 видов сосудистых растений, редких или обнаруженных у границ основного распространения. Среди этих видов — впервые отмечаемый в Западной Сибири *Ceratophyllum oryzetorum*. Впервые в Омской обл. найдены 2 вида: *Callitriche palustris* и *Salvinia natans*. Впервые для Тюменской обл. приведен *Scirpus ehrenbergii*.

Ключевые слова: флористические находки, Омская, Тюменская, Новосибирская области, Западная Сибирь.

В ходе флористических исследований, проведенных кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства Омского государственного педагогического университета (ОмГПУ), в 1997—2005 гг. на территории Омской, Тюменской и Новосибирской областей и при обработке ранее собранных коллекций были получены новые сведения о распространении некоторых редких и слабо изученных видов растений. Как и в предыдущих сообщениях (Свириденко и др., 2001; Бекишева и др., 2003), основное внимание уделено потенциальным для включения в разрабатываемый проект «Красной книги Омской области» и охраняемым видам, а также видам, занесенным в «Красную книгу СССР» (1985), «Красную книгу РСФСР» (1988) и в список растений, требующих охраны в Сибири (Редкие и исчезающие виды..., 1981). В данной статье названия таксонов даны с учетом сводки «Флора Сибири» (1988—2003) и расположены в алфавитном порядке. Звездочкой (*) отмечены виды, впервые приведенные для Омской и Тюменской областей или для Западной Сибири в целом.

*Allium microdictyon* Prokh. Омская обл., Седельниковский р-н, в 7 км южнее пос. Хмелевка, верховье долины правого безымянного притока р. Маинсас. Елово-осиново-березовый закустаренный лес с высокотравно-осоково-снытево-луковым покровом. 20 VI 2002, С. А. Попков; там же, 21 VI 2003, Б. Ф. Свириденко, И. С. Попкова; Большеуковский р-н, 3 км юго-западнее оз. Филимоново, верховье р. Тевриз. Елово-липово-осиново-березовый закустаренный лес. 20 VII 2004, И. В. Бекишева.

Вид *A. microdictyon* не приведен для Омской обл. во «Флоре Сибири» (Фризен, 1987). Однако он был включен в «Конспект флоры Омской области» без указания местонахождений Н. А. Плотниковым (1992) как исчезающий в северо-восточной части Седельниковского р-на. Сведения об отдельных местонахождениях вида опубликованы (Свириденко, Попкова, 2004; Свириденко и др., 2005). Ближайшее к новым пунктам местонахождение на востоке расположено в 150 км в пределах Новосибирской обл., на западе — в 350 км в Тюменской обл. (Фризен, 1987, 1988).

**Callitriche palustris* L. Омская обл., Тарский р-н, окрестности пос. Большие Кучки, в р. Оша. Глубина 0.1 м, грунт — темно-серый ил. В группировках рдеста стеблеобъемлющего и рдеста гребенчатого. 15 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко, И. Н. Шипицина; там же, окрестности пос. Васисс, в р. Шиш. Глубина 0.1 м, грунт — бурый глинистый ил. В группировках ежеголовника всплывшего. 14 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко.

Вид не указан во «Флоре Сибири» для Омской обл., но отмечен в Тюменской, Новосибирской, Томской областях (Байков, 1996).

**Ceratophyllum oryzetorum* Kom. Омская обл., Тарский р-н, в 10 км южнее г. Тара, оз. Фрунзенское, северная часть, глубина 0.1—0.3 м, на почвогрунтах. В составе проценоза гидромакрофитов. 09 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко, И. Н. Шипицина; там же, глубина 1.0—1.2 м, на черных илах. В узколистнорогозово-роголистниковом фитоценозе. 10 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко.

Популяция вида в оз. Фрунзенском является инвазионной и, вероятно, возникла вследствие распространения при весеннем перелете водоплавающих птиц. В Омской обл. и в целом на территории Западной Сибири вид не отмечался (Ковтонюк, 1993). В Сибири *C. oryzetorum* известен из Алтае-Енисейской флористической провинции (окрестности г. Красноярска) и из восточных районов Байкальской провинции (Степанов, 1992; Ковтонюк, 1993; Малышев, 2005), т. е. восточнее нового пункта на 1000 км. Ближайшее местонахождение *C. oryzetorum* находится в 450 км юго-западнее его, на севере Республики Казахстан в Северо-Казахстанской обл. (Свириденко, Свириденко, 1985; Свириденко, 2000).

*Drosera rotundifolia* L. Омская обл., Называевский р-н, в 2 км восточнее пос. Богодуховка, болото Шелабановы Озера. В составе березовых осоково-зеленомошно-сфагновых переходных болотных группировок. 10 IX 2004, Б. Ф. Свириденко.

Вид не приведен во «Флоре Сибири» для Омской обл. (Пешкова, 1994), хотя он широко распространен в лесной зоне на территории Тарского, Знаменского, Большеуковского, Тевризского и Усть-Ишимского районов. Новое местонахождение расположено в 250—300 км южнее известных ранее и, вероятно, ограничивает распространение вида на юг в Омской обл.

*Epipogium aphyllum* Sw. Омская обл., Называевский р-н, в 3 км восточнее пос. Черемновка. Осиново-березовый закустаренный лес. 7 VII 2005, Б. Ф. Свириденко, Т. В. Свириденко.

Редкий, занесенный в «Красную книгу СССР» (1985) вид, распространение которого в Омской обл. изучено очень слабо. Ранее в Омской обл. было известно одно местонахождение в Тевризском р-не (Свириденко и др., 2001). Новое местонахождение находится в подзоне средней лесостепи в 250 км южнее ранее известного пункта.

*Polygala sibirica* L. Омская обл., Крутинский р-н, в 12 км северо-западнее пос. Паново, верхняя часть крутого склона юго-западной экспозиции в правобережье долины р. Ишим. Закустаренная полынно-злаково-разнотравная луговая степь. 19 VIII 2004, Б. Ф. Свириденко.

Для флоры Омской обл. этот вид ранее приведен Н. А. Плотниковым (1992) без указания местонахождений. Позже *P. sibirica* был отмечен в нескольких пунктах Омской обл.: в Тюкалинском, Омском, Муромцевском районах (Бекишева и др., 2003). Новое местонахождение расположено значительно западнее всех ранее известных в Сибири. Ближайшее местонахождение отмечено в 120 км восточнее на территории Тюкалинского р-на Омской обл. (Бекишева и др., 2003).

*Potamogeton crispus* L. Омская обл., Тарский р-н, в 1 км восточнее пос. Заливино, в р. Ибейка. Глубина 0.3—0.5 м, грунт — серый опесчаненный ил. В группировках рдеста стеблеобъемлющего, рдеста гребенчатого, роголистника погруженного. 10 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко.

На севере Омской обл. известно местонахождение *P. crispus* в 150 км западнее нового пункта (Кашина, 1988а).

*P. friesii* Rupr. Омская обл., Тарский р-н, в 4 км южнее пос. Междуречье, в оз. Кривое. Глубина 1.0 м, грунт — серый ил. В составе группировки рдеста гребенчатого и роголистника погруженного. 11 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко.

Данное местонахождение находится севернее на 200—400 км от ранее известных в Омской обл. (Кашина, 1988а).

*P. gramineus* L. Омская обл., Тарский р-н, окрестности пос. Пологрудово, в р. Иртыш. Глубина 0.1—0.2 м, грунт — опесчаненный ил. Формирует небольшие по площади фрагменты одновидовых фитоценозов. 13 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко.

Данное местонахождение ограничивает распространение на север *P. gramineus* в Омской обл. Известные местонахождения вида в Омской обл. расположены южнее на 250—400 км (Кашина, 1988а; Свириденко и др., 2000).

*P. lucens* L. Омская обл., Знаменский р-н, окрестности пос. Поляки, в р. Большой Нягов. Глубина 1.5 м, грунт — опесчаненный ил. Формирует одновидовые фитоценозы. 15 VIII 1997, Б. Ф. Свириденко, Р. Г. Зарипов; Тарский р-н, окрестности пос. Большие Туралы, в р. Оша. Глубина 0.5—1.5 м, грунт — опесчаненный ил. В ценозе роголистника погруженного. 15 VIII 2005, Б. Ф. Свириденко, И. Н. Шипицина.

Новые пункты *P. lucens* — самые северные в Омской обл. Известные местонахождения вида расположены в 300—350 км южнее (Кашина, 1988а; Свириденко и др., 2000).

*P. trichoides* Cham. et Schlecht. Тюменская обл., Казанский р-н, 2.5—3 км северо-западнее пос. Баландино, в озерах Старица Угловая, Хомутинка. В рдестовых группировках. 21 VII 2004, О. Е. Токарь; 3—5 км восточнее пос. Новоселезнево, в озерах Калачик, Поповская Старица, Старица Бекетова. 24 VII 2004; она же; Ишимский р-н, 7 км северо-восточнее пос. Плешково, в оз. Исток. В рдестово-роголистниковых группировках. 13 VIII 2003, она же; 5 км юго-восточнее пос. Налимово, в оз. Новая Старица. 6 VIII 2004, она же; Викуловский р-н, 2 км южнее пос. Каргалы, в оз. Литовское. В рдестовых группировках. 6 VIII 2004, она же. Для Тюменской обл. во «Флоре Сибири» вид не указан, однако на карте приведено местонахождение в 150 км юго-западнее новых (Кашина, 1988б).

*Ruppia maritima* L. Новосибирская обл., Купинский р-н, в 10 км южнее пос. Широкая Курья, в оз. Горькое. Глубина 0.1 м, грунт — серый глинистый ил. Разреженная группировка руппии морской с участием кладофоры скученной. 23 VIII 2003, Б. Ф. Свириденко.

Вид был обнаружен в нескольких пунктах Новосибирской обл. только в последние годы (Киприянова, 2003; Свириденко, Свириденко, 2004). Наряду с приведенным Л. М. Киприяновой (2003) местонахождением *R. maritima* в оз. Горькое Чистозерного р-на новое местонахождение вида является самым северным в Новосибирской обл. Ранее в Сибири ближайшее к новосибирским местонахождение *R. maritima* было известно в 750—800 км восточнее — в оз. Шира (Кашина, 1988б). В Республике Казахстан известны местонахождения вида в 250—350 км юго-западнее и западнее нового пункта (Цвелёв, 1975; Свириденко, 2000).

**Salvinia natans* (L.) All. Омская обл., Таврический р-н, в 30 км юго-восточнее пос. Таврическое, в протоке р. Иртыш. Глубина воды 0.5 м, грунт — детритный ил. В рясково-водокрасово-аирово-хвощовом фитоценозе. 1 IX 2005, Н. В. Пликина.

Новый для флоры Омской обл. вид. Ближайшие местонахождения *S. natans* на юге Западной Сибири известны в 500 км восточнее в Новосибирской, Томской областях и Алтайском крае по долинам рек Оби и Томи (Красноборов, 1988). На территории Павлодарской обл. Республики Казахстан в 300 км южнее указанного пункта вид обычен в пойме р. Иртыш (Павлов, 1956; Свириденко, 2000), однако новое местонахождение является самым северным из известных в долине р. Иртыш.

**Scirpus ehrenbergii* Boeck. Roem. et Schult. Тюменская обл., Ишимский р-н, в 2 км юго-восточнее г. Ишима, в р. Ишим. Глубина 0.5 м, грунт — серый опесчаненный ил. Образует одновидовые фрагменты фитоценозов. 21 VIII 2001, О. Е. Токарь; Казанский р-н, в 4 км юго-восточнее пос. Баландино, р. Ишим. Единичные особи. 22 VII 2004, она же.

Общее указание на сборы вида в Тюменской обл. было опубликовано ранее (Токарь, 2004а, б). В Сибири вид был известен только в Омской обл. — в долине р. Иртыш в 300—350 км юго-восточнее новых тюменских местонахождений (Свириденко и др., 2001). За пределами России ближайшее местонахождение находится в 300 км южнее новых пунктов на территории Северо-Казахстанской обл. в Республике Казахстан (Свириденко, 2000).

Образцы хранятся в Гербарии кафедры ботаники и основ сельского хозяйства ОмГПУ и в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Байков К. С.* Семейство *Callitrichaceae* — Болотниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 58—60.

*Бекишева И. В., Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Буданова М. Г., Зябликова Ю. А.* Флористические находки в Омской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 146—150.

*Кашина Л. И.* Семейство *Potamogetonaceae* — Рдестовые // Флора Сибири. Новосибирск, 1988а Т. 1. С. 93—105.

*Кашина Л. И.* Семейство *Ruppiaceae* — Руппиевые // Флора Сибири. Новосибирск, 1988б. Т. 1. С. 105—106.

*Киприянова Л. М.* Находки видов рода *Ruppia* в Новосибирской области // Turczaninovia. Барнаул, 2003. № 6 (4). С. 24—26.

*Ковтонюк Н. К.* Семейство *Ceratophyllaceae* — Роголистниковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. 97 с.

*Красная* книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

*Красная* книга СССР. М., 1985. Т. 2. 479 с.

*Красноборов И. М.* Семейство *Salviniaceae* — Сальвиниевые // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. 75 с.

*Малышев Л. И.* Семейство *Ceratophyllaceae* — Роголистниковые // Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 19 с.

*Павлов Н. В.* Семейство *Salviniaceae* — Сальвиниевые // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956. Т. 1. 69 с.

*Пешкова Г. А.* Семейство *Droseraceae* — Росянковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 151—152.

*Плотников Н. А.* Конспект флоры Омской области. Новосибирск, 1992. 70 с.

*Редкие* и исчезающие виды флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 264 с.

*Свириденко Б. Ф.* Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

*Свириденко Б. Ф., Бекишева И. В., Свириденко Т. В., Сорокина Н. В., Зябликова Ю. А.* Флора национального археологического и природного парка «Батаково» // Естественные науки и экология. Омск, 2000. Вып. 5. С. 50—62.

*Свириденко Б. Ф., Бекишева И. В., Попкова И. С.* Эколого-ценотические и продукционные особенности лука мелкосетчатого *Allium microdictyon* (*Liliaceae*) в Омской области // Омская биологическая школа. Омск, 2005. Вып. 2. С. 29—35.

*Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Бекишева И. В., Свириденко Т. В.* Флористические находки в Омской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 153—156.

*Свириденко Б. Ф., Попкова И. С.* Изучение и сохранение популяций лука мелкосетчатого *Allium microdictyon* (*Liliaceae*) в Омской области // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана. Матер. Междунар. науч. конф. Тольятти, 2004. С. 244—245.

*Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В.* Новые и редкие для флоры Северного Казахстана виды цветковых гидрофитов // Бот. журн. Т. 70. № 11. С. 1572—1573.

*Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф.* Редкие растительные сообщества водоемов Барабинской равнины // Природное наследие России. Матер. Междунар. науч. конф. Тольятти, 2004. С. 244—245.

*Степанов Н. В.* Дополнение к флоре Красноярского края // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 89—92.

*Токарь О. Е.* О распространении камыша Эренберга в Западной Сибири // Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов. Тез. докл. II Междунар. науч. конф. «Биотехнология — охране окружающей среды» и 3 школы-конф. молодых ученых и студентов (Москва, 25—27 мая 2004 г.). М., 2004а. С. 80.

*Токарь О. Е.* Редкие виды цветковых гидрофитов р. Ишим и пойменных водоемов // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана. Матер. Междунар. конф. Тольятти, 2004б. 272 с.

*Флора* Сибири. Новосибирск, 1988—2003. Т. 1—14.

*Фризен Н. В. Allium* L. — Лук // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. С. 55—96.

*Фризен Н. В.* Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск, 1988. 185 с.

*Цвелёв Н. Н. Althenia* Petit. — новый для флоры СССР род водных растений // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 389—392.

## SUMMARY

New data on the occurrence of 14 plant species, which are rare or found near the borders of their main distribution range, are given. Among them, *Ceratophyllum oryzetorum* was found for the first time in the West Siberia. 2 species were found for the first time in the Omsk Region (*Callitriche palustris*, *Salvinia natans*), and *Scirpus ehrenbergii* was recorded for the Tyumen Region.

УДК 581.9 (571.6) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 2

© В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, И. А. Крещенок

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. M. STARCHENKO, G. F. DARMAN, I. A. KRESHCHENOK.

## FLORISTIC RECORDS IN THE AMUR REGION

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Амурская обл., Благовещенск, пер. Рёлочный, 18
Факс (4262) 52-32-53
E-mail: garden@ascnet.ru

Поступила 26.05.2006

Приведены новые данные о распространении 35 таксонов сосудистых растений. Для российского Дальнего Востока впервые отмечен 1 вид, для Амурской обл. — 7 видов, для Даурского флористического района — 2 вида, для Нижне-Зейского флористического района — 15 видов, для Нюкжинского флористического района — 2 вида.

Ключевые слова: сосудистые растения, российский Дальний Восток, Амурская обл., Даурский, Нижне-Зейский и Нюкжинский флористические районы.

Новые местонахождения растений были обнаружены во время полевых работ на территории Амурской обл. При подготовке статьи использованы материалы регионального Гербария (VLA), частично — Москвы (MHA ) и С.-Петербурга (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Виды приведены по семействам, расположенным в основном по системе Энглера, внутри семейств — по алфавиту. Флористические районы российского Дальнего Востока (РДВ) приведены по сводке («Сосудистые растения»..., 1985—1996). Звездочкой (*) отмечены виды, занесенные в Красные книги различного ранга. Гербарные образцы растений хранятся в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE), частично — в региональный Гербарий (VLA).

******Aleuritopteris kuhnii* (Milde) Ching — Амурская обл., Бурейский р-н, скалы на правом берегу р. Буреи ниже пос. Талакан (Сухие протоки). 09 VII 2005. И. А. Крещенок, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, который ранее по сборам Бирули-Бялыницкого указывался для береговых скал р. Буреи в среднем течении (Доктуровский, 1912; Комаров, 1949; Флора СССР, 1934; Ворошилов, 1982), но в более поздних сводках отмечен только для Уссурийского флористического района РДВ (Сосудистые..., 1991; Шмаков, 1999; Шлотгауэр и др., 2001). В региональном Гербарии (VLA) имеются сборы с территории юга Приморского края и юго-востока Хабаровского края (береговые скалы р. Хор и ее левого притока р. Чукен). Нами *A. kuhnii* собран в стадии спороношения на береговых скалах р. Буреи примерно там же, где его собирал Бируля-Бялыницкий в 1883 г. (Доктуровский, 1912; Комаров, 1949). Популяция насчитывает свыше 10 экземпляров и находится в хорошем состоянии. Наша находка подтверждает наличие вида в Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район) и находится на северо-западной границе ареала вида в пределах РДВ.

*A. kuhnii* занесен в Красную книгу РСФСР (1988). Полевые работы 2005 г. показали, что популяции многих видов, приуроченные к берегам р. Буреи и ее притоков выше пос. Талакана, включая *A. kuhnii*, были затоплены Бурейским водохранилищем и безвозвратно утрачены. Выявленная популяция *A. kuhnii* в настоящее время находится в зоне непрямого влияния Бурейского гидроузла и испытывает в основном рекреационную нагрузку. Предполагаемое строительство Нижнебурейской ГЭС негативно скажется на состоянии этого крайне редкого вида, так как Нижнебурейское водохранилище будет выклиниваться в районе Сухих проток, что может привести к подтоплению береговых скал и гибели найденной популяции.

*Polystichum braunii* (Spenn.) Fée — Амурская обл., Архаринский р-н, долина р. Карапча, 13 VIII 2005, И. А. Крещенок.

Циркумполярный вид с дизъюнктивным ареалом, указываемый для Камчатки, Сахалина, Командорских и Курильских островов, Приморского и Хабаровского края РДВ (Сосудистые..., 1991; Шмаков, 1999; Шлотгауэр и др., 2001). *P. braunii* впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район). Род *Polystichum* также впервые приводится для флоры Амурской обл. По-видимому, растение не отмечалось ранее из-за малой численности и габитуального сходства с некоторыми другими папоротниками сем. *Dryopteridaceae*. Собранные растения (около 15 см выс.) произрастали на старом мшистом поваленном дереве. У одного из них на концах вай было заложено по 5—7 сорусов. Растения были перенесены на опытный участок, где достигли спороношения. Полученные споры подтвердили правильность видовой принадлежности. Растения *Polystichum braunii* обнаружены на территории государственного природного заповедника «Хинганский» (ХГПЗ), что позволяет надеяться на сохранение обнаруженной популяции нового вида для Амурской обл.

*Woodsia polystichoides* D. Eat. — Амурская обл., Бурейский р-н, верхний бьеф Бурейского водохранилища, левый берег р. Обдерган, ~6 км выше устья 06 VII 2005. В. М. Старченко; верхний бьеф Бурейского водохранилища, выше устья р. Сектагли (по границе с Хабаровским краем), в распадке на береговых скалах. 07 VII 2005. В. М. Старченко.

Восточноазиатский вид со специфической эколого-ценотической приуроченностью (сыроватые затененные скалы преимущественно кислых пород). Растение приводится для южных районов РДВ (Сосудистые..., 1991; Шмаков, 1999; Шлотгауэр и др., 2001). На территории Амурской обл. указывается только для долины р. Буреи в нижнем течении (Доктуровский, 1912; Комаров. 1949; Сосудистые растения..., 1991), но поиски последних лет, проведенные в пунктах, указанных В. Л. Комаровым и В. С. Доктуровским, не дали положительных результатов, вероятно из-за сильной антропогенной нарушенности долины р. Буреи. Наши находки подтверждают наличие вида во флоре Амурской обл. и сделаны на северо-западном пределе распространения вида. Проведенные полевые работы свидетельствуют о затоплении популяций *W. polystichoides*, приуроченных к берегам р. Буреи выше пос. Талакана, и указывают на необходимость охраны этого редкого папоротника на территории Амурской обл., резко сократившего свою численность в результате создания Бурейского гидроузла.

*Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching — Амурская обл., Бурейский р-н, верхний бьеф Бурейского водохранилища, выше устья р. Сектагли (по границе с Хабаровским краем), в распадке, на береговых скалах. 07 VII 2005. В. М. Старченко.

Восточноазиатский вид, заходящий на территорию Амурской обл. на северо-западном пределе распространения и крайне редко встречающийся в долине р. Буреи. В настоящее время наша находка — единственное достоверное место сбора вида в пределах Амурской обл. По-видимому, вид нуждается в охране на этой территории из-за исключительной редкости и утраты большинства местообитаний в результате строительства Бурейской ГЭС и создания Бурейского водохранилища.

*Typha angustifolia* L. — Амурская обл., г. Благовещенск, искусственный водоем. 19 VIII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Вид указывается как заносный для отдельных районов РДВ (Сосудистые..., 1996; Старченко, 2001; Крюкова, 2005). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района. В последние годы постоянно встречается в различных водоемах г. Благовещенска и его окрестностей. Популяции включают плодоносящие растения и находятся в хорошем состоянии.

*Potamogeton compressus* L. — Амурская обл., Архаринский р-н, окр. с. Северное, в районе моста через р. Ярчиху, в воде. 31 VIII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Голарктический вид с дизъюнктивным ареалом, изредка встречающийся на территории Амурской обл. В ранних работах указывается для старичных озер р. Дим на юго-востоке Зейско-Буреинской равнины (Комаров, 1949; Доктуровский, 1912), позднее приведен только для устья р. Деп (Сосудистые..., 1987). Наша находка подтверждает достаточно широкое распространение вида в Нижне-Зейском флористическом районе.

*P. malainus* Miq. — Амурская обл., Михайловский р-н, искусственное водохранилище на р. Никольская, справа от автотрассы Райчихинск—Тамбовка, в воде. 02 IX 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Водное растение, встречающееся преимущественно в Южной и Восточной Азии. Указывается для Уссурийского и Бурейского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1987), недавно найденное в ЕАО на границе Бурейского и Нижне-Зейского флористических районов (Рубцова, Старченко, 2006). Впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район). Состояние обнаруженной довольно многочисленной популяции хорошее, растения были собраны в фазе вегетации и плодоношения. По-видимому, в Амурской обл. проходит северная граница ареала *P. malainus.*

*Caulinia japonica* (Nakai) Nakai — Амурская обл., Благовещенский р-н, берег р. Амур в районе с. Каникурган. 17 VIII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, И. В. Козырь.

Восточноазиатский вид, указываемый для отдельных пунктов Амгунского, Бурейского и Верхне-Зейского флористических районов (Сосудистые..., 1987). Следует отметить, что местонахождение вида, приводимое для Верхне-Зейского района (Сосудистые..., 1987 : 345; Цвелёв, 1979 : 208), в настоящее время затоплено Зейским водохранилищем. Наша находка подтверждает наличие вида на территории Амурской обл. и более широкое распространение вида на юге РДВ. Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

*Ottelia alismoides* (L.) Pers. — Амурская обл., Бурейский р-н, старичное озеро в окр. д. Гомелевка, в воде. 01 IX 2005. Г. Ф. Дарман, В. М. Старченко.

Редкий реликтовый тропический вид, указываемый для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1987). В последние годы *O. alismoides* найдена в Хабаровском крае на значительном удалении от приморских популяций (Антонова, 2005; Крюкова, 2005). Впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район). Нами вид найден в типичном местообитании в стадии плодоношения, в хорошем состоянии. Растения, обнаруженные в водоеме вместе с *O. alismoides* (*Ceratophyllum* sp., *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Myriophyllum* sp., **Nymphaea tetragona* Georgi, *Potamogeton maackianus* A. Benn., *P. man-*

*churiensis* (A. Benn.) A. Benn., *Sagittaria natans* Pall., *Salvinia natans* (L.) All., **Trapa maximowiczii* Korsh., *Utricularia* sp.), почти те же, что окружали популяцию *Ottelia alismoides* в Хабаровском крае (Антонова, 2005). Находка *O. alismoides* в Амурской обл. заметно расширяет представления об ареале в пределах РДВ. Увеличение числа находок реликтового вида на юге РДВ связано, по-видимому, не только с проходящими инвентаризациями региональных флор бассейна р. Амур, но и резким спадом сельского хозяйства (мелиорация, использование ядохимикатов).

*Carex gynocrates* Wormsk. — Амурская обл., Сковородинский р-н, руч. Березовый (правый приток р. Верхняя Алма), в 0.8 км от устья, сырой лиственнично-белоберезовый лес. 29 V 2005. В. В. Шалыгин.

Азиатско-американский вид, указываемый для многих районов российского Дальнего Востока (Сосудистые..., 1988). Нами впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

**Calypso bulbosa* (L.) Oakes — Амурская обл., Бурейский р-н, левый берег р. Буреи, елово-пихтовый нарушенный лес. 05 VI 2004. П. Ю. Афанасьев; Сковородинский р-н, долина р. Верхняя Алма, в верхнем течении между устьями ручьев Ельничный и Березовый, подножие пологого склона. 19 V 2005. В. В. Шалыгин.

Редкий декоративный вид с дизъюнктивным ареалом, занесенный в Красные книги различного ранга, включая Красную книгу РСФСР (1988). Во «Флоре СССР» (1935) и более поздних сводках (Ворошилов, 1982) *C. bulbosa* приводится для бассейна р. Амур, но в региональной сводке вид указан не для всех флористических районов юга РДВ (Сосудистые..., 1996). Наши данные и материалы С. Г. Кудрина (1998) подтверждают наличие популяций этого вида на территории Нижне-Зейского флористического района.

*Liparis makinoana* Schlechter — Амурская обл., Ивановский р-н, с. Ивановка, в посадках сосны обыкновенной на территории парка. 22 VII 2004. Г. Ф. Дарман; Благовещенский р-н, окр.с. Верхнеблаговещенское, лиственный лес. 01 VII 2005. Г. Ф. Дарман, В. М. Старченко.

На юге РДВ отмечено 5 видов рода *Liparis*, 3 из которых произрастают на материковой части. 2 вида — *Liparis japonica* (Miq.) Maxim., *L. makinoana* — наиболее близки морфологически и по эколого-ценотической приуроченности, но первый встречается в Бурейском и Уссурийском флористических районах (Приморский, Хабаровский край, Амурская обл., ЕАО), а второй указывается только для южной части Уссурийского флористического района (Ворошилов, 1982; Сосудистые..., 1996). Позднее вид *L. makinoana* стал приводиться для районов Хабаровского края и Еврейской автономной области (ЕАО), приуроченных к р. Амур (Шлотгауэр и др., 2001; Рубцова, 2002). Нами растения этого вида найдены в типичных местообитаниях. Собранные образцы хорошо отличаются от *L. japonica*, обычного на юге Амурской обл., по строению и окраске цветков. Впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район), что значительно отодвигает западную границу ареала вида.

*Fallopia pauciflora* (Maxim.) Kitag. — Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарская застава, левый берег р. Амур, выше устья р. Береи. 30 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, отмеченный в региональной сводке только для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1989). Однако В. Л. Комаров указывает этот вид для территории Амурской обл. юго-восточнее р. Буреи (Комаров, 1950 : 142), а Т. А. Рубцова (Рубцова, 2002 : 69) приводит для ЕАО, преимущественно для долины р. Амур. Растения найдены нами в типичных для вида местообитаниях: галечник реки и нижняя часть береговых склонов. Собранные образцы морфологически ничем не отличаются от описаний, приводимых во флористических сводках (Флора..., 1936; Сосудистые..., 1989), гербарных сборов (VLA) и образцов растений этого вида, найденных на территории ЕАО. Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района.

*Ceratophyllum oryzetorum* Kom. — Амурская обл., Бурейский р-н, старичное озеро в окр. д. Гомелевка, в воде. 01 IX 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман; Михайловский р-н, искусственное водохранилище на р. Никольская, справа от автотрассы Райчихинск—Тамбовка, в воде. 02 IX 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман; Благовещенский р-н, старичное озеро на окраине с. Каникурган. 17 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, И. В. Козырь.

Восточноазиатский вид, найденный в последние годы в ряде мест Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001; Крюкова, 2005). Н. Н. Цвелёвым (1979) растение ранее отмечалось для Зейско-Буреинской равнины (ЗБР) Амурской обл. по гербарным сборам М. Ф. Короткого: пойма р. Томь в окр. с. Новое. Однако в более поздней монографической обработке рода *Ceratophyllum* для региональной сводки (Сосудистые..., 1987) *C. oryzetorum* указывается Н. Н. Цвелёвым только для Уссурийского флористического района, по-видимому, из-за отсутствия достоверного фактического материала. Наши данные подтверждают наличие вида в Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район) и достаточно широкое распространение этого водного растения в водоемах ЗБР.

**Trautvetteria japonica* Siebold et Zucc. — Амурская обл., Бурейский р-н, верхний бьеф Бурейского водохранилища, левый берег р. Обдерган, ~6 км выше устья. 06 VII 2005. В. М. Старченко, И. Г. Борисова.

Восточноазиатский вид, крайне редко заходящий на территорию Амурской обл. Ранее растение было собрано на берегу р. Буреи ниже пос. Новобурейский, куда попало, вероятно, в результате паводков (Старченко и др., 1995). Наши сборы в верхнем бьефе Бурейского водохранилища подтверждают наличие *T. japonica* в Амурской обл., где вид находится на западном пределе распространения. Все известные местонахождения растения в Амурской обл. приурочены к долине р. Буреи и попадают в зону прямого или косвенного влияния Бурейского гидроузла (Бурейская..., 2005).

*Corydalis raddeana* Regel — Амурская обл., Шимановский р-н, у подножия Кумарского утеса на левом берегу р. Амур выше устья р. Береи. 29 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, встречающийся на юге РДВ (Бурейский, юго-запад Нижне-Зейского флористических районов) (Сосудистые..., 1987; Шлотгауэр и др., 2001). На территории Амурской обл. данное растение отмечено только в долине р. Буреи в нижнем течении. Наши сборы *C. raddeana* сделаны значительно западнее, по-видимому, на северо-западной границе ареала.

*Papaver setosum* (Tolm.) Peschkova — Амурская обл., Тындинский р-н, каменистый склон вблизи устья р. Талумы, между ж.-д. станциями Юктали и Дюгабуль по БАМу. 02 VII 2005. Т. Н. Близнюк, И. В. Козырь.

Для территории Амурской обл. указывается 7 видов рода *Papaver* (Старченко, 2001), 3 из которых отсутствуют в региональной сводке (Сосудистые..., 1987).

Для Даурского флористического района отмечены *P. rubro-aurantiacum* (Fisch. ex DC.) Lundstr. (Бойко, Старченко, 1982; Старченко, Дарман, 2003) и ?*P. setosum* (Кожевников, Кожевникова, 1996), для Нюкжинского — *P. pseudocanescens* M. Pop. subsp. *udocanicum* Peschkova и *P. rubro-aurantiacum* (Кожевников, Кожевникова, 1993). Материалы полевых исследований, включая цитируемые образцы, показывают, что на территории Даурского флористического района произрастает только *P. rubro-aurantiacum* (Старченко, Дарман, 2003), а в Нюкжинском флористическом районе — *P. pseudocanescens* subsp. *udocanicum* и *P. setosum*. Таким образом, вид *P. setosum* впервые приводится для флоры Нюкжинского флористического района, что подтверждает наличие вида на территории Амурской обл.

*Turritis glabra* L. — Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. с. Верхнеблаговещенское, открытые нарушенные участки. 10 VI 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Заносный вид, отмеченный для Сахалина, Курильских островов и Приморья (Сосудистые..., 1987). Впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район). Ранее было найдено в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001), что свидетельствует об активном расселении вида на материковой части РДВ.

*Chamaerhodos grandiflora* (Pall. ex Schult.) Bunge — Амурская обл., Тындинский р-н, каменистый склон вблизи устья р. Талумы, между ж.-д. станциями Юктали и Дюгабуль по БАМу. 02 VII 2005. Т. Н. Близнюк, И. В. Козырь.

Горностепной вид, очень редко заходящий на территорию РДВ из северных районов Восточной Сибири (Флора Сибири, 1988). Впервые приведен для Нюкжинского флористического района А. Е. Кожевниковым (Кожевников, Кожевникова, 1993 : 24). Новое место сбора подтверждает наличие вида в Амурской обл.

*Kummerowia stipulacea* (Maxim.) Makino — Амурская обл., Шимановский р-н, левый берег р. Амур выше устья р. Берея на месте бывшего с. Кумара. 30 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, обычный ниже устья р. Зея (юго-восток Нижне-Зейского флористического района). По-видимому, в районе цитируемого места сбора проходит западная граница вида, так как выше Кумарского утеса растение не найдено.

*Medicago caerulea* Less. ex Ledeb. — Амурская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Николаевка, на заброшенных сельскохозяйственных угодьях. 17 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Заносный вид, по-видимому, попавший в место произрастания вместе с культурными кормовыми растениями. Хорошо отличается от близкого вида *Medicago sativa* L. габитуально и по признакам в строении соцветия и плода. Впервые приводится для флоры РДВ и Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район).

*Oxytropis strobilacea* Bunge. — Амурская обл., Тындинский р-н, каменистый склон вблизи устья Талумы, между ж.-д. станциями Юктали и Дюгабуль по БАМу. 02 VII 2005. Т. Н. Близнюк, И. В. Козырь; Тындинский р-н, каменистый правый берег р. Б. Ольдой ниже устья р. Хайкта. 20 VII 1999. В. М. Старченко.

Полиморфный вид с дизъюнктивным ареалом (Флора..., 1994; Сосудистые..., 1989). Впервые приводится для Даурского и Нюкжинского флористических районов, где встречается редко и спорадически.

*Geranium wilfordii* Maxim. — Амурская обл., Шимановский р-н, левый берег р. Амур выше устья р. Береи, у подножия Кумарского утеса. 29 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, отмеченный для Приморского края и юго-востока Амурской обл. (Сосудистые..., 1988), позднее найденный на территории Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001). Нами *G. wilfordii* найден в типичном местообитании (долинный широколиственный лес на берегу р. Амур) на значительном удалении от известных мест сбора, по-видимому на западной границе ареала.

**Polygala japonica* Houtt. — Амурская обл., Архаринский р-н, окр. с. Иннокентьевки, сухой пригорок вблизи оз. Перешеечного. 30 VIII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, указываемый для юга РДВ: Уссурийский и Бурейский флористические районы (Сосудистые..., 1987), занесен в Красную книгу Еврейской АО (1997). На территории Хабаровского края и ЕАО местонахождения вида приурочены преимущественно к Амуру (Шлотгауэр и др., 2001; Рубцова, 2002). *P. japonica* впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район), где найден в достаточно типичном местообитании.

**Trapa japonica* Fler. — Амурская обл., Благовещенский р-н, озеро слева от дороги Благовещенск—Аэропорт в 4 км от города, в воде. 06 IX 2005. В. М. Старченко, И. В. Козырь.

Восточноазиатский вид, относящийся к секции *Trapa*, достаточно хорошо отличающийся от близкого вида *T. pseudoincisa* Nakai по морфологии плода (Сосудистые..., 1995). Впервые приводится для флоры Амурской обл. (Нижне-Зейский флористический район). Ранее растение собрано в озере на территории ЕАО вблизи границы с Амурской обл. (Рубцова, 2002 : 94).

**Cortusa amurensis* Fed. — Амурская обл., Бурейский р-н, верхний бьеф Бурейского водохранилища, по левому берегу р. Обдерган. 07 VII 2005. И. Г. Борисова, В. М. Старченко.

Эндемичный для РДВ горный вид, охраняемый на территории Амурской обл. и найденный только в отдельных точках Верхне-Зейского и Бурейского флористических районов (Старченко и др., 1995). Впервые приводится для Нижне-Зейского флористического района в пределах Амурской обл. Выявленное местообитание находится в зоне прямого влияния Бурейского водохранилища и может быть утрачено при подтоплении.

*Dracocephalum moldavica* L. — Амурская обл., Благовещенский р-н, окр. с. Верхнеблаговещенское. 10 VII 2005. Е. Пикунов.

Очень редкое заносное растение, впервые найденное в Нижне-Зейском флористическом районе. В региональной сводке для Амурской обл. приведено место сбора, находящееся в Даурском флористическом районе: ж.-д. ст. Сковородино, но ошибочно отнесенное к Нижне-Зейскому флористическому району (Сосудистые..., 1995 : 328).

*D. nutans* L. — Амурская обл., Тындинский р-н, склон г. Лысой в окр. пос. Соловьевск, слева от автотрассы Сковородино—Нерюнгри (АЯМ). 13 VII 2005. Т. Н. Близнюк, И. В. Козырь.

Обычный вид для флоры Сибири, встречающийся изредка и спорадически на территории РДВ, включая Амурскую обл. (Сосудистые..., 1995). Впервые приводится для Даурского флористического района, где этот вид найден в типичном местообитании.

*Scutellaria dentata* Levl. (*S. ussuriensis* (Regel) Kudo) — Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес на левом берегу р. Амур выше устья р. Береи, юго-западный склон в нижней трети. 29 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, встречающийся на юге РДВ: Амгунский, Бурейский, Уссурийский флористические районы (Сосудистые..., 1995). В региональной сводке этот вид на карте распространения отмечен в пределах Нижне-Зейского флористического района, но в тексте этот район не указан (Сосудистые..., 1995 : 307—308). Растения данного вида неоднократно собирались на востоке Амурской обл., что подтверждает наличие вида в Нижне-Зейском флористическом районе. Нами *S. dentata* найдена в типичном местообитании (тенистый долинный широколиственный лес у подножия утеса), по-видимому на западной границе ареала в пределах РДВ.

**Scrophularia amgunensis* Fr. Schmidt — Амурская обл., Бурейский р-н, верхний бьеф Бурейского водохранилища выше устья р. Сектагли по границе с Хабаровским краем, в распадке на береговых скалах. 07 VII 2005. В. М. Старченко, И. Г. Борисова.

Эндемичное растение юга РДВ (Сосудистые..., 1991; Шлотгауэр и др., 2001), очень редкое на территории Амурской обл. и ЕАО, где занесено в региональные Красные книги (Старченко и др., 1995; Красная..., 1997). Выявленное местообитание находится на западной границе ареала вида и попадает в зону прямого влияния Бурейского водохранилища.

**Phryma asiatica* (Hara) O. et I. Degener. — Амурская обл., Бурейский р-н, левый берег р. Буреи, ~500 м выше плотины Бурейской ГЭС, елово-пихтовый лес. 07 VII 2005. Г. Ф. Дарман.

Восточноазиатский вид, приуроченный к зоне кедрово-широколиственных лесов. На территории Амурской обл. ранее был отмечен только для восточной части ХГПЗ (Кудрин, 1998). Находка растения на берегу р. Буреи в районе пос. Талакан уточняет западную границу вида, попадающего в зону влияния Бурейского гидроузла.

*Adoxa orientalis* Nepomn. — Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. бывшего с. Бейтоново, водораздел правого притока р. Верхняя Алма и левого притока р. Бол. Бургали, сырые места в послепожарном лиственнично-белоберезовом лесу. 13 V 2005. В. В. Шалыгин; долина р. Верхняя Алма, в 0.2 км ниже устья ручья Березовый, на подушках из сфагнума в заболоченном лиственничном редколесье. 27 V 2005. В. В. Шалыгин.

Для территории Амурской обл. приводится два вида рода *Adoxa*: *A. moschatellina* L. и *A. orientalis* (Сосудистые..., 1988; Старченко, 2001). Первый вид является циркумбореальным и широко распространен на территории РДВ, включая Амурскую обл. Второй вид, по мнению его автора, является редко встречающимся эндемиком бассейна р. Амур (Красная..., 2002; Попова, 2005). В настоящее время известно несколько мест сбора *A. orientalis* на востоке Читинской обл. (Красная..., 2002), в Амгунском и Верхне-Зейском флористических районах РДВ (Сосудистые..., 1988; Шлотгауэр и др., 2001). Впервые *A. orientalis* приводится для территории Нижне-Зейского флористического района. Учитывая близость мест сбора к территории Даурского флористического района, а также наличие вида на востоке Читинской обл. вблизи границы с Амурской обл. (Красная..., 2002), можно с достаточной степенью уверенности предположить наличие вида в Даурском флористическом районе.

*Centipeda minima* (L.) A. Br. et Aschers. — Амурская обл., Благовещенский р-н, берег р. Амур в районе с. Верхнеблаговещенское. 06 IX 2005. В. М. Старченко, И. В. Козырь; г. Белогорск, левый берег р. Томь. 02 IX 2005. И. В. Козырь.

Мелкое отмельное растение, указываемое для юга Амурской обл. к востоку от р. Буреи. (Сосудистые..., 1992). Наши находки позволяют уточнить северо-западную границу этого тропического вида.

**Paraixeris serotina* (Maxim.) Tzvel. — Амурская обл., Шимановский р-н, Нижнекумарский утес, по левому берегу р. Амур выше устья р. Береи, южный, хорошо инсолируемый каменистый склон. 30 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман, Т. Н. Близнюк.

Очень редкое растение, встречающееся на РДВ только на крайнем юго-востоке Амурско-Зейской равнины (Старченко, 1995). Местообитания вида в районе Кумары находятся на западном пределе распространения вида (Нижне-Зейский флористический район).

*Hippophaë rhamnoides* L. — Амурская обл., окр. с. Верхнеблаговещенское. 01 VII 2005. В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман.

Культурный вид, широко распространенный в различных районах Амурской обл. (Старченко, 2001). В последние годы наблюдается активная натурализация вида. В окр. с. Верхнеблаговещенское и г. Благовещенска обнаружены практически чистые заросли разновозрастных растений, включая плодоносящие, особенно у водоемов различного происхождения. Вблизи других населенных пунктов юга Амурской обл. также наблюдается внедрение отдельных растений *H. rhamnoides* в естественные и нарушенные ценозы.

## Благодарности

Авторы благодарны В. В. Шалыгину, Т. Н. Близнюк, И. В. Козырь, Е. Пикунову за предоставленные материалы. Полевые исследования проведены в рамках программы ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды бассейна р. Амур», в ходе работ по договору «Научный социально-экологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла», в составе комплексной экспедиции под руководством ООО «НПП Природоохранный центр».

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Антонова Л. А.* О находке *Ottelia alismoides* (*Hydrocharitaceae*) в Хабаровском крае // Ботанические исследования в Приамурье и сопредельных территориях: Матер. регионального совещания, Благовещенск, 24—26 мая 2004. Благовещенск, 2005. С. 95—96.

*Бойко Э. В., Старченко В. М.* Флористические находки в бассейне р. Амур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1301—1305.

*Бурейская* ГЭС: зона высокого напряжения / Под ред. С. А. Подольского. М., 2005. 79 с.

*Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

*Доктуровский В. С.* Сводный список растений Амурской области (*Polypodiaceae—Orchidaceae*) // Матер. к исслед. колонизац. р-нов Азиатской России / Под ред. Б. А. Федченко. СПб., 1912. Вып. 1. 217 с.

*Кожевников А. Е., Кожевникова З. В.* Материалы к флоре Нюкжинского флористического района (Амурская область). Владивосток, 1993. 43 с. Деп. в ВИНИТИ 25.05.1993. № 1372-В93.

*Кожевников А. Е., Кожевникова З. В.* Состояние и задачи сохранения биологического разнообразия сосудистых растений Амурской области // Комаровские чтения. Вып. 42. Владивосток, 1996. С. 30—68.

*Комаров В. Л.* Избранные сочинения. М.; Л., 1949. Т. 3. (Флора Маньчжурии. Ч. 1). 524 с.; 1950. Т. 4. (Флора Маньчжурии. Ч. 2.). 766 с.

*Красная* книга Еврейской автономной области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды сосудистых растений / Белая Г. А., Морозов В. Л. Владивосток, 1997. 388 с.

*Красная* книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

*Красная* книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения). Чита, 2002. 150 с.

*Крюкова М. В.* Флора водоемов Нижнего Амура. Владивосток, 2005. 160 с.

*Кудрин С. Г.* Сосудистые растения // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. С. 88—153.

*Попова О. А.* Биоразнообразие и особенности адаптогенеза раннецветущих растений Байкальской Сибири (Восточное Забайкалье). Чита, 2005. 225 с.

*Рубцова Т. А.* Флора Малого Хингана. Владивосток, 2002. 194 с.

*Рубцова Т. А., Старченко В. М.* Флористические находки в Еврейской автономной области // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3. С. 116—120.

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб., 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 427 с.; 1995. Т. 7. 393 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

*Старченко В. М.* Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 103—110.

*Старченко В. М.* Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

*Старченко В. М., Дарман Г. Ф.* Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 144—150.

*Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И.* Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

*Флора* Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 8. *Rosaceae*. 198 с.; 1994. Т. 9. *Fabaceae* (*Leguminosae*) 280 с.

*Флора СССР*. М.; Л., 1934. Т. 1. 302 с.; 1935. Т. 4. 760 с.; 1936. Т. 5. 762 с.; 1945. Т. 11. с. 129—176.

*Цвелёв Н. Н.* Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л., 1979. Т. 16. С. 207—211.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

*Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А.* Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 195 с.

*Шмаков А. И.* Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

## SUMMARY

New data on distribution of 35 taxa of higher vascular plants in the Amur Region are given. 1 species was for the first time recorded in the Far East of Russia, 7 species in the Amur Region; 2 species in the Dahurian floristic district, 15 species in the Lower Zeya floristic district, 2 species in the Nyukzha floristic district.

# ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Д. В. Гельтман

## ПАМЯТИ СТЮАРТА МАКСА УОЛТЕРСА (STUART MAX WALTERS) (1920—2005)

D. V. GELTMAN. IN MEMORIAM: STUART MAX WALTERS (1920—2005)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: geltman@binran.ru
Поступила 20.07.2006

11 декабря 2005 г. в возрасте 85 лет скончался Стюарт Макс Уолтерс (Stuart Max Walters) — ветеран британской ботаники, один из выдающихся ученых европейского и мирового уровня, большой друг многих российских и восточноевропейских ботаников. Значение личности этого человека было весьма велико не только для британской науки, но и всего общества Соединенного Королевства Великобритании и Северной Ирландии. Заметки о его смерти поместили такие ведущие британские газеты как «Гардиан», «Таймс» и «Индепендент». Тем не менее его отличала необычайная простота, для коллег самого разного возраста он был просто Макс.

Макс Уолтерс родился 23 марта 1920 г. в местечке Стоксбридж в окр. Шеффилда. В 1938 г. он поступил в колледж Святого Джона Кембриджского университета. Его учеба была прервана войной, во время которой он, из-за своих пацифистских убеждений, работал в госпитале. Обучение в университете было закончено только в 1946 г. После этого он выполнил работу на степень доктора философии (Ph. D.), которая была посвящена вопросам экспериментальной систематики, что в то время было достаточно редким. В дальнейшем он руководил многими студенческими работами по этой тематике, а в его саду имелась большая коллекция манжеток, наблюдения за которыми он вел до последних лет своей жизни.

Размах научных интересов Макса был весьма различен: от масштаба графства до всей Европы. Он был автором флоры графства Кембриджшир (Flora of Cambridgeshire, 1964), в течение десятилетий редактировал журнал, посвященный изучению его природы. В том, как хорошо он знает и любит местную флору, мне посча-

Два поколения редакторов «Европейской флоры».
Слева Джон Эдмондсон, справа — Макс Уолтерс. Болото Викен Фен, 1991 г.

стливилось лично убедиться в 1991 г. во время экскурсии на знаменитое болото Викен Фен (Wicken Fen) — остаток некогда обширных заболоченных пространств вблизи Кембриджа. При его активном участии был подготовлен «Атлас британской флоры» («Atlas of the British Flora», 1962, второе издание в 2002 г.) — один из первых и лучших опытов картирования растений с помощью системы квадратов (в данном атласе использовались квадраты 10 × 10 км). К подготовке «Атласа» были привлечены не только профессиональные ботаники, но и многочисленные любители. Наконец, весьма велика его роль в подготовке 5-томной «Европейской флоры» (Flora Europeae, 1964—1982). Макс был активным организатором и редактором этого издания, выполнил обработки ряда таксонов. При подготовке этой «Флоры» он курировал контакты со странами Восточной Европы и бывшим СССР. По рассказам Макса, на определенном этапе ставился вопрос об исключении территории СССР из «Европейской флоры» из-за трудностей в установлении контактов: письма в Академию наук либо оставались без ответа, либо по посланным приглашениям приезжали люди, не имевшие отношения к ботанике. Только приезд Макса в Ленинград в Ботанический институт сдвинул дело с мертвой точки и позволил привлечь отечественных специалистов к подготовке этого важнейшего издания. Велика его роль и в контактах с бывшей Югославией, в создании ботанического сада в Сараево и его восстановлении после войн последних десятилетий.

Научная, организаторская и преподавательская деятельность Макса была связана с Кембриджским университетом. Более 20 лет (1949—1973) он был куратором Гербария этого старейшего учебного заведения Великобритании, а в 1973—

1983 гг. возглавлял его Ботанический сад. При его участии в саду была подготовлена уникальная экспозиция, позволявшая одновременно иллюстрировать различные системы цветковых растений, изучая их «ногами», т. е. проходя систематический участок по определенным маршрутам. При его деятельном участии было инициировано издание 6-томной «Европейской садовой флоры» (European garden flora), за что он получил почетную медаль Королевского общества садоводства — влиятельнейшей организации профессионалов и любителей в этой области.

Макс был блестящим лектором. Он читал курс ботаники в Кембридже с 1962 по 1973 гг., среди его учеников и аспирантов много заметных представителей современной европейской ботаники. Интересны воспоминания Макса о лекциях по ботанике в 1968 г.: даже в этот бурный год студенческих волнений была сорвана только одна его лекция, несмотря на то что такие попытки предпринимались не раз. Он был одним из соавторов учебника «Изменчивость и эволюция растений» (Plant variation and evolution), выдержавшего 3 издания. Яркостью и доходчивостью отличались и его доклады на научных конференциях.

В доме Макса в деревне Гранчестер под Кембриджем побывали многие ботаники, а коллегам из Восточной Европы он уделял особое внимание. Пребывание в его доме, общение с женой Лорной, детьми и внуками оставляло неизгладимое впечатление. Устоявшийся порядок, спокойные и размеренные беседы, интереснейшие воспоминания, соблюдение старых традиций, породистый кот, которому одному все в этом доме позволено — все это создавало совершенно особую, очень притягательную атмосферу старого английского дома, которую нелегко встретить уже и в Великобритании в наш век глобализации и стирания граней.

Немало времени Макс уделял общественной деятельности. Он был старостой церковного прихода в Гранчестере, участвовал в организации «Служение примирения» (Fellowship of reconciliation), отстаивающую идею неприемлемости насилия, в движении за ядерное разоружение.

В лице Макса Уолтерса российские ученые потеряли хорошего друга, с большим вниманием и любовью относившегося к нашей стране, искренне стремившегося ее понять, всегда готового хотя бы в малом помочь своим коллегам по профессии. Память о Максе надолго сохранится в сердцах тех, кто его знал, в его работах и учениках.

# КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Г. П. Яковлев

## (*Рецензия*). Legumes of the world / Eds by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic garden, 2005. 577 p. (Бобовые мира / Под ред. Г. Льюис, Б. Шрир, Б. Маккиндер, М. Локк. Кью: Королевский ботанический сад, 2005. 577 с.)

G. P. YAKOVLEV. (*A REVIEW*). LEGUMES OF THE WORLD / EDS G. LEWIS, B. SCHRIRE, B. MACKINDER, M. LOCK. KEW: ROYAL BOTANIC GARDEN, 2005. 577 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.10.2006

Обсуждаемая книга «Legumes of the world» опубликована в Кью (Англия) в середине 2005 г. На настоящий момент это наиболее полная обобщающая сводка по бобовым в легуминистической литературе и, как полагают ее создатели, «the first authoritative comprehensive illustrated guide to the world's 727 legume genera», в чем они, несомненно, правы.

Монография подготовлена международным коллективом авторов, объединившим 20 крупнейших ботаников-легуминистов из 7 стран (от России — московский ботаник Д. Д. Соколов) и отредактирована 4 высокопрофессиональными научными редакторами (все из Кью). При подготовке принятой системы использованы специальные разработки нескольких научных коллективов, направленно планировавших свои исследования. Иллюстративный материал подготовлен почти сотней художников и 75 специалистами в области научной фотографии (от России я обнаружил в списке Л. В. Аверьянова).

Книга снабжена обширной библиографией, в которой упомянуто свыше 1500 публикаций, увидевших свет по преимуществу во второй половине XX и начале XXI вв. Особое внимание уделено легуминистической литературе, опубликованной после 1994 г., т. е. после выхода в свет обобщающего обзора по бобовым R. Polhill. Насколько могу судить, авторы учли практически все важнейшие публикации в области систематики бобовых, исключая некоторые малодоступные русскоязычные и синоязычные работы.

Основное содержание книги подразделяется на две неравные, но одинаково значимые части. Первая, назову ее условно теоретической, занимает примерно 50 страниц, вторая — систематическая, около 450 страниц.

Теоретическая часть посвящена общим проблемам систематики бобовых, номенклатуре, биогеографии, вопросам возможных филогенетических взаимоотношений отдельных частей семейства друг с другом и т. д.

В систематической части приведены различного рода сведения в отношении 727 родов, признанных авторами самостоятельными. Указаны главнейшие родовые синонимы, кратко прокомментированы морфологические особенности и проблемы систематики.

Согласно подсчетам авторов книги, к моменту ее публикации насчитывалось около 19 327 видов. Эта цифра — сумма средних данных по каждому роду. Разработчик одной из баз данных по биоразнообразию организмов Ю. Р. Росков (ныне временно в Университете г. Рединга, Англия) указывает несколько иную цифру — 19 939 видов (личное сообщение).

В соответствии со сложившейся ныне традицией бобовые принимаются авторами как единое семейство с тремя подсемействами: цезальпиниевыми, мимозовыми и мотыльковыми. Данные, представленные в книге, вполне соответствуют этому суждению. Разумеется, среди ботаников найдутся и сомневающиеся, поэтому несмотря на убеждение авторов об едином семействе бобовых, предлагаются три возможных варианта использования латинских названий. Согласно двум первым, бобовые рассматриваются в качестве единого семейства с тремя подсемействами, в третьем случае — три отдельных семейства.

1. *Leguminosae* — единое семейство с тремя подсемействами: *Papilionoideae*, *Mimosoideae* и *Caesalpinioideae*.

2. *Fabaceae* (= *Leguminosae*) — единое семейство. Подсемейства: *Faboideae* (= *Papilionoideae*), *Mimosoideae* и *Caesalpinioideae*.

3. *Fabaceae* (= *Papilionaceae*) — отдельное семейство. Два другие семейства — *Mimosaceae* и *Caesalpiniaceae*.

Приводя здесь латинские названия главнейших таксонов бобовых, рекомендуем отечественным ботаникам отказаться от употребления названий *Lotoideae*, *Papilionatae* и т. д. Все эти названия обсуждались в таксономической литературе и были по разным причинам отвергнуты.

В отличие от «морфологической» системы бобовых, обнародованной R. Polhill в 1994 г., новая система основана прежде всего на молекулярно-филогенетическом анализе (далее МФА) последовательностей хлоропластной ДНК. МФА был осуществлен несколькими международными научными группами, работавшими в едином направлении последние 10—15 лет (см. подпись к рис. 1). Главнейшая заслуга авторов книги и членов научных групп состоит в том, что им удалось собрать и проанализировать пригодный для МФА материал (палеоботанический материал естественно не изучался), представительно отразивший почти 95 % родов бобовых. В тех случаях, где МФА не проводился в силу недоступности материала, это всегда и обязательно оговаривается.

R. Polhill не принимал непосредственного участия в создании книги, но, насколько известно, оказал поддержку авторам рядом ценных советов.

Обработка данных МФА основана на принципах и методиках современного (уже не совсем «хенниговского») кладизма, и ее результаты представлены в виде значительного числа кладограмм, одна из которых — обобщенная кладограмма супердрева (supertree) бобовых — воспроизведена в этом обзоре (рис. 1) с разрешения главы издательства Кью G. Fullerlove.

Супердрево, отражающее по мысли его разработчиков вероятную филогению бобовых (s. l.), базируется прежде всего на изучении последовательностей *mat K* хлоропластной ДНК. Для цезальпиниевых это было дополнено изучением другого хлоропластного участка *trn L*; для мимозовых и мотыльковых анализом *rbc L* хлоропластной ДНК. По мысли авторов-создателей, кладограмма, представляющая супердрево бобовых, в значительной своей части устойчива и лишь на отдельных участках поддержка слаба, что и отмечено на рисунке.

Общеизвестны определенные сложности сочетания, или, как теперь более принято говорить, гармонизации, кладистических систем, особенно полностью базирующихся на МФА, с системами фенетическими, и особенно эволюцион-

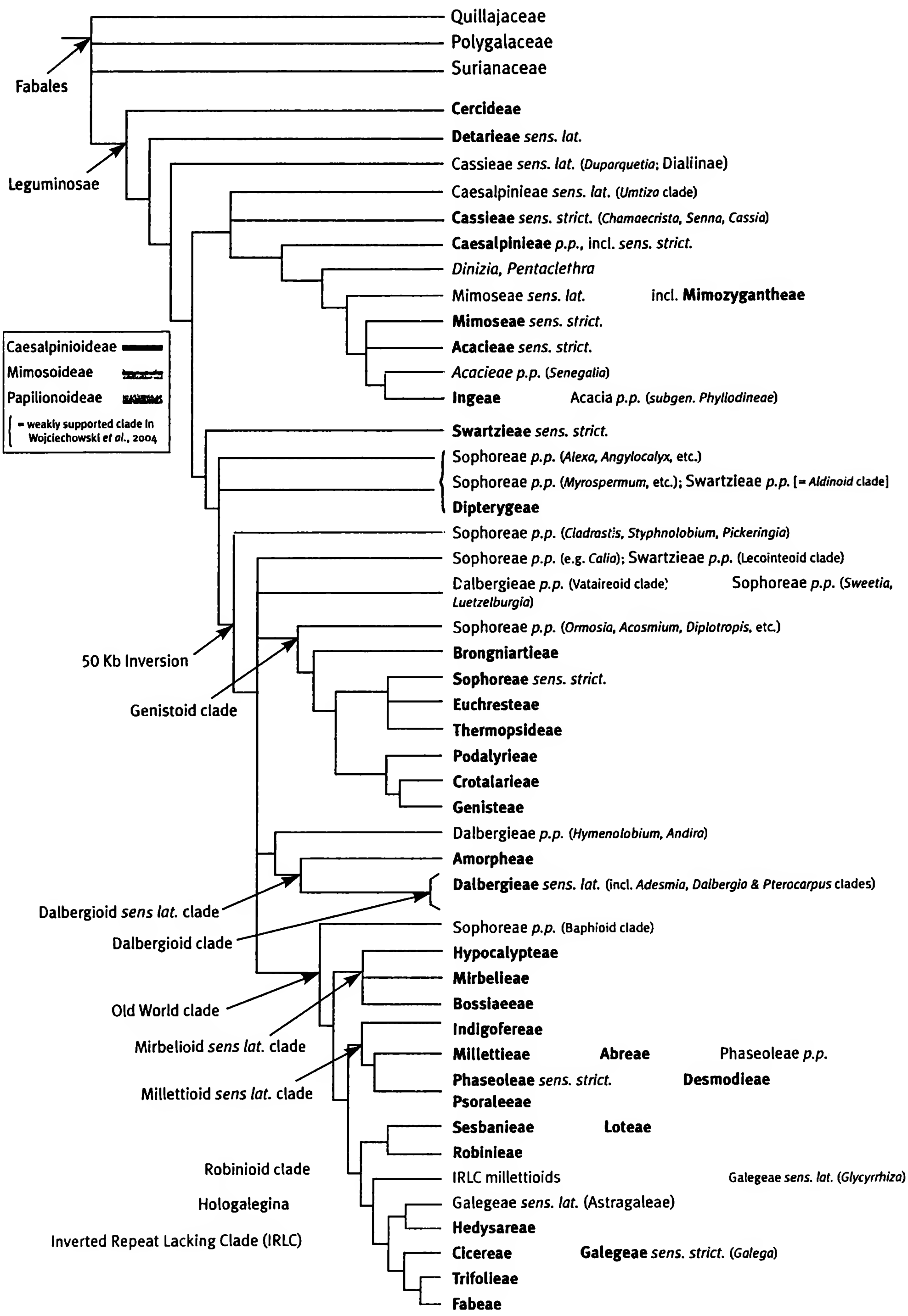

Quillajaceae
Polygalaceae
Surianaceae
Fabales
Cercideae
Detarieae sens. lat.
Leguminosae
Cassieae sens. lat. (Duparquetia; Dialiinae)
Caesalpinieae sens. lat. (Umtiza clade)
Cassieae sens. strict. (Chamaecrista, Senna, Cassia)
Caesalpinieae p.p., incl. sens. strict.
Dinizia, Pentaclethra
Mimoseae sens. lat.
incl. Mimozygantheae
Mimoseae sens. strict.
Acacieae sens. strict.
Acacieae p.p. (Senegalia)
Ingeae
Acacia p.p. (subgen. Phyllodineae)
Caesalpinioideae
Mimosoideae
Papilionoideae
= weakly supported clade in Wojciechowski et al., 2004
Swartzieae sens. strict.
Sophoreae p.p. (Alexa, Angylocalyx, etc.)
Sophoreae p.p. (Myrospermum, etc.); Swartzieae p.p. [= Aldinoid clade]
Dipterygeae
Sophoreae p.p. (Cladrastis, Styphnolobium, Pickeringia)
Sophoreae p.p. (e.g. Calia); Swartzieae p.p. (Lecointeoid clade)
Dalbergieae p.p. (Vataireoid clade)
Sophoreae p.p. (Sweetia, Luetzelburgia)
Sophoreae p.p. (Ormosia, Acosmium, Diplotropis, etc.)
50 Kb Inversion
Brongniartieae
Genistoid clade
Sophoreae sens. strict.
Euchresteae
Thermopsideae
Podalyrieae
Crotalarieae
Genisteae
Dalbergieae p.p. (Hymenolobium, Andira)
Amorpheae
Dalbergieae sens. lat. (incl. Adesmia, Dalbergia & Pterocarpus clades)
Dalbergioid sens lat. clade
Dalbergioid clade
Sophoreae p.p. (Baphioid clade)
Hypocalypteae
Mirbelieae
Old World clade
Bossiaeeae
Mirbelioid sens lat. clade
Indigofereae
Millettieae
Abreae
Phaseoleae p.p.
Millettioid sens lat. clade
Phaseoleae sens. strict.
Desmodieae
Psoraleeae
Sesbanieae
Loteae
Robinieae
Robinioid clade
IRLC millettioids
Galegeae sens. lat. (Glycyrrhiza)
Hologalegina
Galegeae sens. lat. (Astragaleae)
Hedysareae
Inverted Repeat Lacking Clade (IRLC)
Cicereae
Galegeae sens. strict. (Galega)
Trifolieae
Fabeae

Рис. 1. Филогения бобовых, представленная в виде супердрева, на основе молекулярно-филогенетических исследований Doyle et al. (2000); Crisp et al. (2000); Wojciechowski et al. (2000; 2004); Pennington et al. (2001); Kajata et al. (2001); Herendeen et al. (2003); Luckow et al. (2003); Wojciechowski (2003).

ными.[1] Не вдаваясь в подробности различного рода дискуссий по этому поводу, тем более, что обзор посвящен иному предмету, примем, чисто условно, что основной терминологической и понятийной единицей в кладистической систематике является клада (англ. clade), а эволюционной — таксон. Опять же упрощенно, таксонами принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, отнесенные в процессе классификации к определенным таксономическим категориям. Принципиально таксон должен быть монофилетичным, но нередко, в силу различных обстоятельств, оказывается пара- и даже полифилетичным. Для организмов, объединенных в кладу, обязательно требуется наличие общего предка т. е. строгая монофилия. Графически кладистическая система отражена в кладограммах, эволюционная — в филемах.[2]

Разумеется, автор обзора несколько утрирует «ситуацию», но в общем границы «идеологии» понятий клады и таксона, как кажется, очерчены верно. Названия, используемые для обозначения клад, обычно случайны или связаны с какой-либо традицией. Они не типифицируются и номенклатурно не узаконены. в обсуждаемой работе читатель найдет названия типа: baphioid clade (бафиоидная клада), genistoid clade (генистоидная клада), Old World clade (клада Старого Света) и т. п. Названия таксонов, как известно, узаконены соответствующими «Кодексами» и всегда типифицируются.

Теоретически в кладистике возможно использование исключительно «кладистических» названий и манипулирование только означенными таким путем кладами, но понимание кладограмм, даже со стопроцентной поддержкой ее частей, оказывается затруднительным даже для специалистов. Поэтому достаточно давно сложился некий условный терминологический «микст», где наряду с тривиальными названиями клад, в тех случаях, когда они по объему совпадают с узаконенными таксонами, названия этих таксонов применяются для обозначения этих клад, но без соответствующей «законодательной» силы. Именно такой «микст» использовали авторы «Бобовых» с целью возможного сравнения кладограмм и некоторых филем новейших систем семейства.

Как сказано выше, кладограмма бобовых является неким супердревом, основанном на данных МФА. Как полагают создатели монографии «The supertree... is a „shapshot" of our current state of knowledge about relationships within putative monophyletic groups». Эту пометку следует особо отметить, дабы не впадать в извечный вопрос, что лучше и что хуже.

В качестве внешней группы (outgroup) для бобовых в целом разработчики общей кладограммы избрали три семейства: *Quillajaceae*, *Surianaceae* и широко известное *Polygalaceae*. Возможно, это связано с данными, представленными Angiosperm Phylogeny Group (2003), согласно которым перечисленные таксоны, скорее всего, являются сестринскими кладами по отношению к суперкладе бобовых. Это обстоятельство следует особо отметить, поскольку ряд коллег-ботаников при обучении студентов «любят» сближать бобовые с розоцветными либо с конарровыми и сапиндовыми.

Вновь обращаясь к кладограмме супердрева бобовых, поясню свое понимание англоязычных терминов, используемых в монографии, — crown clade и stem clade. Первый термин относится к тем частям кладограммы, где осуществляются фурка-

---

[1] В англоязычных работах они иногда фигурируют под названием «ortodox classifications». Как видите, что-то несколько духовное.

[2] Я сознательно не обсуждаю здесь, что отражают кладограммы и что филемы, ибо моя задача охарактеризовать опубликованную книгу. Некоторые, достаточно поверхностные, экскурсии в кладистику связаны с особенностями материала книги.

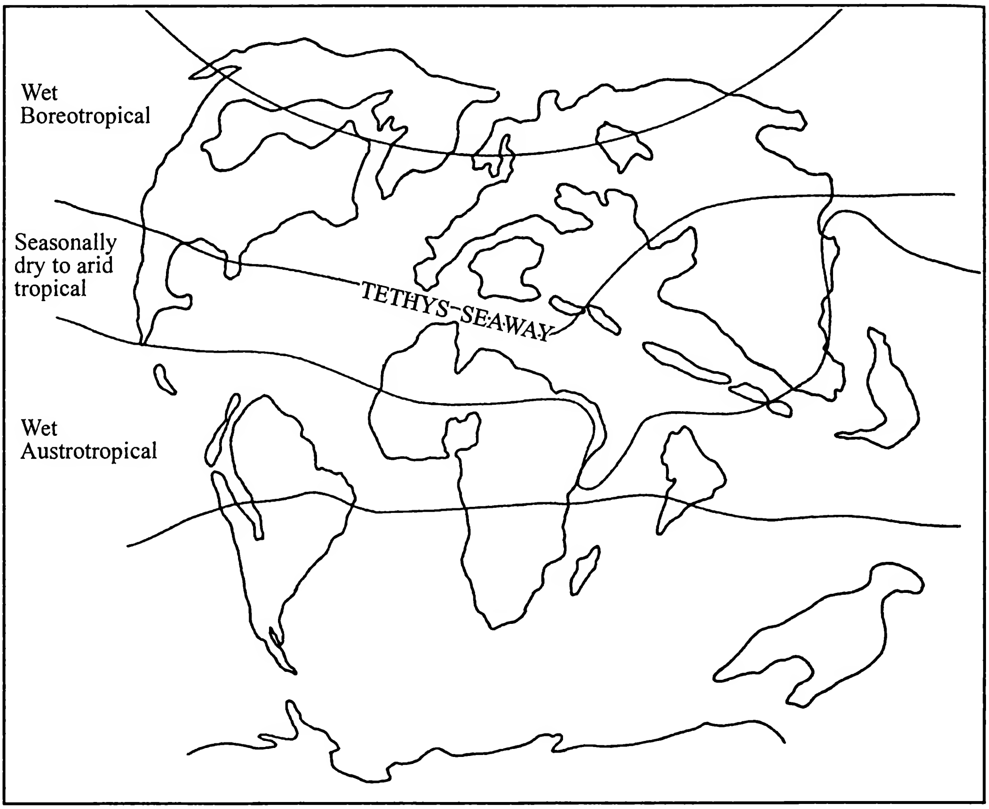


Рис. 2.

Палеоценовая карта, реконструирующая тетисовый морской путь (Tethys seaway), вдоль которого длительное время располагался S-biome (в рецензируемой книге рис. 16).

ции, т. е. ветвления, второй — к вертикально направленным неветвящимся частям клады. Первый термин был переведен почти буквально как *крона клады* или может быть вернее *скелетные ветви клады*, второй — *ствол клады*.

По мнению авторов книги, ссылающихся на неопубликованные исследования группы Lavin et al., формирование основных скелетных ветвей клад осуществилось между 60 и 50 млн. лет назад, т. е. от середины палеоцена до середины эоцена. Разумеется, стволы клад сформировались позднее.[3] Они скептически относятся к мнению R. Morley (2000), согласно которому бобовые, точнее их архаичные формы, сформировались около 84—74 млн. лет назад в Кампане или Маастрихте Верхнего мела. Еще в 1981 г. R. Polhill отмечал архаичные черты представителей трибы *Cercideae* (*Caesalpinioideae*). Именно эта клада была избрана в ходе анализа в качестве внешней группы (outgroup) и по результатам МФА оказалась сестринской по отношению к прочим бобовым.

Позволю себе не комментировать особенности клад, сформированных представителями прочих цезальпиниевых и мимозовых. Для отечественных читателей это менее интересно. Отмечу лишь, что эти два подсемейства явственно тяготеют друг к другу и «противостоят» мотыльковым.

---

[3] Эти данные рассчитаны согласно данным молекулярных часов. Этот метод неоднократно и жестко критиковался, но насколько можно понять, разработчики все же приняли эту концепцию.

МФА мотыльковых, как кажется, преподнес ряд неожиданных сюрпризов исследователям. В частности, подтверждена полифилия трех архаичных триб мотыльковых, а именно *Swartzieae*, *Dalbergieae* и особенно *Sophoreae*. Я неоднократно, начиная с конца 1960-х годов, указывал на эту возможность; коллеги-легуминисты мои работы знали, но сама идея отвергалась.

Дабы не усложнять суть вопроса, скажу лишь, что родство примерно 40 родов мотыльковых, относящихся к трибам *Sophoreae*, р. р., условно[4] клада 1 (*Alexa*, *Angylocalyx*, *Castanospermum*, *Xanthocercis*); условно клада 2 (*Myrospermum*, *Myrocarpus*, *Myroxylon* и возможно *Dussia*); *Swartzieae*, р. р., условно клада 3 (*Amburana*, *Mildbraediodendron*, *Aldina*); *Dalbergieae*, р. р., условно клада 4 (*Vatairea* и др.), *Sophoreae* р. р., (*Sweetia*, *Luetzelburgia* и др.); триба *Dipterygeae*, условно клада 5 (*Dipteryx*, *Pterodon*, *Taralea*); *Sophoreae* р. р., условно клада 6 (*Cladrastis*, *Styphnolobium*, возможно *Pickeringia*) неясно, поскольку МФА показывает очень малую поддержку этих клад по отношению друг к другу и другим мотыльковым. По мысли авторов книги, эти роды образуют некую базальную граду[5] (basal grade), которая чаще фигурирует в этой же книге как группа базальных мотыльковых (basal papilionoids). Базальные мотыльковые ныне более обычны в Новом Свете и большинство из них обитает на «осколках» Гондваны.

По данным МФА, первая более или менее «отчетливая» мощная «ветвистая» клада с хорошей поддержкой (может быть называть ее суперкладой?) объединяет несколько триб мотыльковых: *Brongniartieae*, *Thermopsideae*, *Podalyrieae*, *Crotalarieae*, *Genisteae*. Каждая из этих триб представляет отдельную самостоятельную кладу (может быть их следует называть субкладами, или монокладами). В книге обсуждаемая суперклада названа генистоидной кладой (genistoid clade). В генистоидной кладе, помимо вышеперечисленных триб-клад, находим две самостоятельные веточки-клады (или субклады), опять же образованные представителями трибы Sophoreae, р. р. Это роды *Ormosia*, *Acosmium*, *Diplotropis* и т. д. (условно клада 7) и собственно *Sophoreae* s. str. (условно клада 8), среди которых отметим роды *Sophora* s. str., *Ammothamnus*, *Ammodendron*,[6] *Maackia*, *Salweenia*. В целом генистоиды более обычны в Старом Свете (около 77 % представителей клады).

За генистоидной суперкладой следует суперклада, называемая авторами «далбергиоидной в широком смысле» (Dalbergioid sensu lat. clade). В этой суперкладе обозначились три веточки (называйте их кладами или субкладами): условно 9 — роды *Hymenolobium* и *Andira*; условно 10 — представители трибы *Amorpheae* — роды *Amorpha*, *Marina*, *Dalea* и т. д.; условно 11 — клада далбергии (Dalbergioid clade) с довольно значительным числом родов, которые расчленяются в свою очередь на 3 веточки следующего порядка. Дальбергиоиды обильны в Южной и Центральной Америке, реже в Африке (и на Мадагаскаре), а также в тропической Азии; общее число видов в Новом Свете составляет примерно 69 % представителей клады.

Наконец, существует еще одна суперклада, у авторов книги названная кладой Старого Света (Old World clade). Действительно, многие представители этой суперклады обитают преимущественно в Старом Свете — Африке, Евразии, а также Австралии, хотя также встречаются и в обоих субконтинентах Америки. Здесь, в этой суперкладе, вновь «появляются» представители трибы *Sophoreae* p. p., точнее роды, тяготеющие к африканско-мадагаскарскому роду *Baphia*, а именно *Dalhousiea*, *Airyantha*, *Leucomphalos*, *Bowringia*, *Baphiastrum*, образующие отдельную кладу, названную авторами бафиоидной[7] (baphioid clade). Бафиоиды встречаются главным образом в Африке, но отдельные виды и роды найдены в Азии (100 % — Старый Свет).

---

[4] Под условными кладами автор обзора подразумевает кладистические веточки, которые не получили названий у авторов книги.

[5] Я сознательно избегаю дискуссии относительно этого термина и соответствующего понятия, поскольку подобного рода обсуждения выходят за рамки темы обзора. Могу лишь сказать, что термин града ранее нередко употреблялся в системах, базирующихся на фенетической основе.

[6] Автор обзора сомневается относительно близости рода *Ammodendron* к прочим членам клады 8.

Перечислю прочие клады (помимо упомянутых бафиоидов), образующие суперкладу Старого Света. Это «мирбелиоидная клада в широком смысле» (Mirbelioid sensu lat. clade); «миллетиоидная клада в широком смысле» (Millettioid sens. lat. clade) включающая клады-трибы *Hypocalypteae*, *Mirbelieae* и *Bossiaeae*; робиниоидная клада (Robinioid clade); клада хологалегина (*Hologalegina*) и целая серия клад (в совокупности очевидно суперклада), объединяемая общим признаком «отсутствием обращенного повтора». Из наиболее известных российскому читателю таксонов, у которых отсутствует «обращенный повтор», упомяну трибы *Astragaleae*, *Hedysareae*, *Cicereae*, *Galegeae*, s. str., *Trifolieae* и *Fabeae*. Мирбелиоиды и боссиеоиды — исключительно растения Австралии, хипокалиптоиды — Южной Африки. Миллетиоиды часты в Африке, Азии, менее обычны (не более трети представителей) в Америке. Половина робиниоидов обитает в Евразии, большей частью в Средиземноморье, довольно обычны в Америке, а также в Африке. Наконец, клады «без обращенного повтора» в подавляющем большинстве (примерно 3/4 видов) распространены в Европе, особенно в ее западной части — Средиземноморье, а также в Северной Америке.

Выше перечислены основные эволюционные ветви мотыльковых, которые обсуждаются как в первой — теоретической, так и во второй — систематической части книги — ее естественном продолжении; во второй части также упомянуты и кратко охарактеризованы все 727 родов мотыльковых, расположенные, впрочем, не на основе данных МФМ, а по позднейшей системе R. Polhill (1994), хотя и с подробными «кладистическими» комментариями. Это обстоятельство представляется не вполне удачным, поскольку упоминавшийся ранее «микст» не упрощает в данном случае восприятие новой системы, а, напротив, ее усложняет.[8] Отмечу, что во многих случаях МФА хорошо подтверждает традиционный морфологический анализ, и было бы рационально узаконить клады в качестве самостоятельных триб, подтриб и т. п. Впрочем, это может быть предметом последующих действий классических легуминистов.

Я сознательно не упоминал ранее о большом теоретическом разделе книги «Биогеография бобовых», подготовленном B. D. Schrire, G. P. Lewis и M. Lavin, ибо без простейшей характеристики выявленных путем МФА клад характеристика раздела была бы затруднительной. Раздел этот, как явствует из названия, посвящен биогеографии бобовых и занимает 33 страницы текста. В этом разделе особое внимание привлекают 15 таблиц, в которых приведены кладограммы, основанные на анализе пар таксон-биом. В совокупности эти кладограммы образуют таксон-биом супердрево, которое позволяет высказать определенные суждения об особенностях первичных центров формирования древнейших ветвей бобовых и их распространении по лику нашей планеты.

Весь раздел, касающийся биогеографии бобовых, в хорошем смысле дискуссионен, наполнен огромным количеством интересных фактов и, вероятно, требует отдельного сообщения. Поэтому воспроизведу в настоящем обзоре лишь наиболее существенные, на мой взгляд, положения, в надежде когда-либо вернуться к ним более подробно.

---

[7] Эта ветвь достаточно давно выделена в трибу *Baphieae* Yakovl.

[8] Допускаю, впрочем, что авторы и редакторы книги создавали пока еще не кладистическую систему, а некий ее предшественник.

Авторы раздела биогеографии бобовых подробно и аргументированно обсуждают палео- и неогеографию бобовых. О неогеографии выше было кратко сказано при характеристике клад; палеогеографическая часть наиболее интересна.

Современное географическое биоразнообразие бобовых, несомненно, связано с палеогеографией семейства и палеогеографическими процессами. Поэтому следует сказать о двух основных гипотезах, касающихся района первичного формирования древнейших бобовых и возможных путях их расселения по земной поверхности.

Обе гипотезы достаточно современны, и я рекомендовал бы специалистам, дабы составить собственное мнение, персонально ознакомиться с оригинальным текстом раздела.[9] Первая, отвергаемая авторами раздела «Biogeography of the Leguminosae», гипотеза связана с именами P. Raven, D. Axelrod, R. Polhill, R. Morley, чьи публикации увидели свет с 1974 по 2000 г. Вторая, насколько можно судить, принадлежит авторам раздела — Schrire, Lewis и Lavin и ей альтернативна.

Суть первой гипотезы, в позднейшем ее варианте, изложенном R. Morley (2000), предполагает «влажное экваториальное мегатермное» происхождение бобовых около 84—74 млн. лет назад в Кампане или Маастрихте Верхнего мела. Согласно ее авторам, принимается постулат, по которому влажная тропическая зона располагалась примерно в тех же областях, где и теперь, и формирование архаичных бобовых осуществилось, скорее всего, в западной тропической части Гондваны. «Амфиатлантическое» расселение бобовых завершилось 65 млн. лет назад, когда окончательно исчезли (в виде мостов суши и цепочек островов) любого рода связи между Южной Америкой и Африкой.

Вторая гипотеза существенно отличается от вышеизложенной. Палеогеографически она базируется на недавних реконструкциях C. Scotese (2001). Авторы этой гипотезы принимают, что первичная диверсификация древнейших бобовых имела место не ранее 60 млн. лет назад, скорее всего, на территории Лавразии. При этом перемещение основных групп бобовых, например в Палеоцене, происходило вдоль Тетиса, как главнейшего пути миграции (Tethys Seaway). Принимается и еще одно существенное положение, согласно которому наиболее экологически устойчивым во времени оказывается, так называемый S-биом (S-biome), чье перемещение или географическое размещение в течение Третичного периода связано все с тем же Tethys Seaway, и это определяет современные амфиатлантические дизъюнкции.

Прежде чем изложить суть гипотезы, охарактеризую понятия биома в понимании авторов биогеографического раздела книги.

Существует по крайней мере несколько определений этого понятия, и, дабы читатель сам определил, какой смысл вкладывают в этот термин авторы гипотезы, приведу выдержки из одного раздела книги, озаглавленного «Biomes» (с. 23).

Согласно мнению авторов, это типы ландшафтных участков, которые могут быть охарактеризованы в общих экологических терминах, включающих градиенты влажности (от влажности к сухости), температуры (от тропической до умеренной) и степени нарушенности естественного сообщества (повреждаемого пожарами до неповреждаемого). Обобщение различных комбинаций этих трех центральных экологических «позиций» дает возможность выделить четыре основных биома, которые охарактеризованы ниже. Первый биом характеризуется семиаридностью, растительностью, неустойчивой к пожарам, богатой суккулентными формами[10] и бедной злаками. Он покрыт сухими тропическими лесами, густыми участками древесной растительности и бушлэндами. В книге этот биом называется Succulentbiom, или S-biome. S-biome занимает примерно 6 % поверхности суши Земли. Второй биом объединяет пожароустойчивую растительность, бедную суккулентными формами и богатую травами; здесь преобладают сезонные сухие тропические леса, вудлэнды и саванны. Согласно авторам книги, такой биом следует называть Grassbiome или сокращенно G-biome. G-biome занимает около 18 % поверхности суши Земли. Третий биом (в книге это Rainforestbiome, или R-biome) это тропические влажные леса (12 % суши); четвертый — умеренный биом (Temperatebiome, или T-biome) — включает участки как северного, так и южного полушария (41 % суши). Большинство клад обычно связано с теми или иными биомами.

---

[9] Рецензируемая книга имеется в библиотеке Ботанического института им В. Л. Комарова. (БИН) РАН.

Авторы второй гипотезы высказывают мысль, что R-biome подвергался в палеогене значительным флуктуациям, связанным с заметными климатическими изменениями и прежде всего с изменениями уровня влажности. Поэтому «колыбелью» бобовых этот биом вряд ли мог быть. Напротив, S-biome, территориально расширяясь или сужаясь, экологически в течение длительного времени менялся незначительно, оставаясь засухоустойчивым. Анализ, проведенный авторами географического раздела книги, показывает, что базальные ветви бобовых в своем происхождении связаны с этим биомом. В определенные периоды S-biome мог образовывать некий сплошной пояс, охватывающий часть территории от Центральной Америки через Северную Африку и Аравию до Западной Азии. Именно этот пояс, более относящийся к Лавразии, мог служить своеобразной «колыбелью», которая обогащала прочие биомы, располагающиеся как южнее, так и севернее Tethys Seaway.

Завершая обзор, я хотел бы поздравить легуминистов с появлением книги, которая достойна называться книгой XXI в., и советую специалистам обязательно ознакомиться с ней.

---

[10] Суккулентность у авторов принимается расширительно, имея в виду все более или менее сочные растения.

# ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.9 (571.6)

© Н. В. Белова

## ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ Л. М. ЧЕРЕПНИНА И IV РОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА» (КРАСНОЯРСК, 18—20 АПРЕЛЯ 2006)

N. V. BELOVA. LEONID CHEREPNIN'S MEMORY READINGS AND THE FOURTH RUSSIAN CONFERENCE «FLORA AND VEGETATION OF SIBERIA AND THE FAR EAST» (KRASNOYARSK, 18—20 APRIL, 2006)

Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева
660049 Красноярск, ул. Лебедевой, 89
E-mail: belovanv@kspu.ru
Поступила 29.06.2006

Имя видного сибирского ученого, доктора биологических наук, профессора Леонида Михайловича Черепнина (1906—1961) хорошо известно ботаникам. Проходит время, но интерес к научному наследию ученого огромен. Его работы по изучению флоры и растительности Сибири стали классическими, а исследования легли в основу фундаментальной шеститомной «Флоры южной части Красноярского края» (1957—1967), серии работ по растительности Красноярского края и Хакасии. Его имя носит Гербарий кафедры ботаники Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева (KRAS ), в его честь названы таксоны: лапчатка Черепнина — *Potentilla czerepninii* Krasnob. и борец Черепнина — *Aconitum sajanense* Kuminova subsp. *czerepninii* Stepanov, в новом микрорайоне г. Красноярска воздвигнут памятник Л. М. Черепнину и одна из улиц названа его именем.

К столетию со дня рождения Л. М. Черепнина изданы его ранее неопубликованная книга «25 дней на Цейлоне» и юбилейная брошюра «Леонид Михайлович Черепнин и его ботаническая школа» (авторы Л. И. Кашина, И. М. Красноборов, Н. Н. Тупицына).

18—20 апреля 2006 г. в г. Красноярске на базе Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева состоялись третьи Чтения памяти Л. М. Черепнина и IV Российская конференция «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока», посвященные 100-летию со дня рождения Л. М. Черепнина. Чтения и конференция были организованы Красноярским отделением Русского ботанического общества и кафедрой ботаники факультета естествознания Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева (КГПУ) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-58030 г), ректората КГПУ (проект № 08-06-3/ОК), а также Красноярского краевого фонда науки.

Регулярное (каждые 5 лет) проведение Чтений и конференций стало традицией для Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева и Красноярского отделения РБО, занимающихся исследованиями и проблемами сохранения растительного покрова Красноярского края.

В работе конференции приняли участие 147 ученых из 60 учреждений: вузов и школ — 26, академических и отраслевых институтов — 22, заповедников — 7, ботанических садов и Гербариев — 5 из Абакана, Актюбинска, Барнаула, Иркутска, Красноярска, Новосибирска, Омска, Павлодара, Санкт-Петербурга, Томска, Тюмени, Улан-Удэ, Хабаровска и других городов. Заслушано и обсуждено 40 докладов, часть — в виде стендовых докладов.

Развернутая ретроспективная выставка книжных изданий сотрудников кафедры Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева, дополнила программу работы конференции.

Спектр вопросов, обсуждающихся на конференции, был весьма широк. Ее участники работали в 5 секциях, тематика которых касалась исследований флоры и растительности, биоразнообразия и биологии отдельных таксонов, проблем охраны и интродукции редких видов растений, методики преподавания биологии растений в вузе и школе. В ходе работы конференции состоялось два пленарных заседания. Опубликован сборник материалов, в который включено 129 работ.

Детальную информацию о тематике и содержании выступлений можно получить, ознакомившись со сборником материалов конференции.

На заключительном пленарном заседании обсуждены основные результаты работы конференции и принят итоговый документ — резолюция.

20 апреля состоялись экскурсии в Музей-усадьбу В. П. Астафьева, на Красноярскую ГЭС и Красноярское море. С большим интересом участники конференции отнеслись к ознакомлению с природными комплексами г. Красноярска и его окрестностей.

Участники конференции выразили благодарность сотрудникам кафедры ботаники КГПУ им. В. П. Астафьева за большую работу по четкой организации и проведению конференции.

## УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
## INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 2)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

*Stachys* L. **sect. Prostratae** Krestovsk. **sect. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . 286

PLANTAE FOSSILES

**Rhododendron voznovicum** Pavlyutkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . 298
**Rhododendron bogopolense** Pavlytkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . 299
**Menziesia protopentandra** Pavlytkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . 300
**Lyonia voznovica** Pavlyutkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 301
**Gaultheria primorica** Pavlyutkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . 302
**Arbutus primorica** Pavlyutkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . 304
**Diospyros anomala** Pavlyutkin **sp. nov.** . . . . . . . . . . . . . . . . . . 305

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 2)

Page

**Levin G. M.** *Punica granatum* (*Punicaceae*): biology, ecology and geography of the species . . . 185
**Nikitin V. V.** Hybridization in the genus *Viola* (*Violaceae*) . . . . . . . . . . . . . . 212
**Ovczinnikova S. V.** Ultrasculpture of fruits in some genera of the tribes *Eritrichieae* (subtribe *Eritrichiinae*) and *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . 228

COMMUNICATIONS

**Genkal S. I.** Morphology, taxonomy, ecology and distribution of small-sized species of the genus *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*). 2. *Stephanodiscus makarovae* . . . . . 241
**Shevchenko O. G., Orlova T. Yu.** Morphology and ecology of the *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) species dominating in winter-spring season in the Sea of Japan . . . . . . 248
**Malysheva N. V.** Lichens in the cities of European Russia. 3. Geographic analysis . . . 254
**Yamskikh I. E.** Biomorphological features of *Cruciata krylovii* (*Rubiaceae*) in the Krasnoyarsk Territory . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 263
**Volkova S. A.** Karyology of *Aconitum umbrosum* (*Ranunculaceae*) . . . . . . . . . . . 271
**Peshkova N. V., Andreyashkina N. I.** Analysis of interspecific associations in larch forests and open woodlands in the Polar Urals . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 275

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

**Krestovskaya T. V.** A new section of the genus *Stachys* (*Lamiaceae*) from Africa . . . 285
**Pavlyutkin B. I.** Representatives of the *Ericanae* superorder from the Oligocene Voznovo flora of the Primorie Territory . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 293

FLORISTIC RECORDS

**Sviridenko B. F., Bekisheva I. V., Plikina N. V., Zaripov R. G., Tokar O. E., Sviridenko T. V., Shipitsina I. N.** Floristic records in the Omsk, Tyumen and Novosibirsk Regions . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 308
**Starchenko V. M., Darman G. F., Kreshchenok I. A.** Floristic records in the Amur Region . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 313

OBITUARIES

**Geltman D. V.** In memoriam: Stuart Max Walters (1920—2005) . . . . . . . . . . . 323

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

**Yakovlev G. P.** (*A review*). Legumes of the World / Eds G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic Garden, 2005. 577 p. . . . . . . . . . . . . 326

CHRONICLES

**Belova N. V.** Leonid Cherepnin's Memory Readings and the Fourth Russian Conference «Flora and vegetation of Siberia and the Far East» (Krasnoyarsk, 18—20 April, 2006) 335
**Index of new plant names** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 336

«Наука»

Индекс
70056

# СОДЕРЖАНИЕ

## (БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 2)

Стр.

**Левин Г. М.** *Punica granatum* (*Punicaceae*): биология, экология и география вида 185

**Никитин В. В.** Гибридизация в роде *Viola* (*Violaceae*) . . . . . . . . . . . . . . 212

**Овчинникова С. В.** Ультраскульптура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichiinae*) и *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) . . . . . . . . . . . . 228

## СООБЩЕНИЯ

**Генкал С. И.** Морфология, таксономия, экология и распространение мелкоразмерных видов *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*). 2. *Stephanodiscus makarovae* . . . . 241

**Шевченко О. Г., Орлова Т. Ю.** Морфология и экология видов *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*), доминирующих в зимне-весенний период в Японском море . . . . . 248

**Малышева Н. В.** Лишайники городов Европейской России. 3. Географический анализ . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 254

**Ямских И. Е.** Биоморфологические особенности *Cruciata krylovii* (*Rubiaceae*) в Красноярском крае . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 263

**Волкова С. А.** Кариология *Aconitum umbrosum* (*Ranunculaceae*) . . . . . . . . . . 271

**Пешкова Н. В., Андреяшкина Н. И.** Анализ межвидовых сопряженностей в лиственных лесах и редколесьях Полярного Урала . . . . . . . . . . . . . . 275

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

**Крестовская Т. В.** Новая секция рода *Stachys* (*Lamiaceae*) из Африки . . . . . . . 285

**Павлюткин Б. И.** Представители надпорядка *Ericanae* из олигоценовой возновской флоры Приморского края . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 293

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

**Свириденко Б. Ф., Бекишева И. В., Пликина Н. В., Зарипов Р. Г., Токарь О. Е., Свириденко Т. В., Шипицина И. Н.** Флористические находки в Омской, Тюменской и Новосибирской областях . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 308

**Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Крещенок И. А.** Флористические находки в Амурской области . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 313

## ПОТЕРИ НАУКИ

**Гельтман Д. В.** Памяти Стюарта Макса Уолтерса (Stuart Max Walters) (1920—2005) 323

## КРИТИКА И БИБЛИОГАФИЯ

**Яковлев Г. П.** (*Рецензия*). Legumes of the world. Eds by G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder, M. Lock. Kew: Royal Botanic Garden, 2005. 577 p. (Бобовые мира. Под ред. Г. Льюис, Б. Шрир, Б. Маккиндер, М. Локк. Кью: Королевский ботанический сад, 2005. 577 с.) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 326

*ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 2. 185—336.*